

# Inhalt.

## Erste Lieferung (1. Heft).

1938.

Mit Tafel I—XXX und Tafelerklärungen Seite 1—12.

I. Einleitung . . . . .	2
II. Die Gattungen <i>Lebachia</i> n. gen. und <i>Ernestiodendron</i> FLORIN nebst anschließenden künstlichen Gattungen . . . . .	9
A. Historisches und Kritisches, die wichtigsten Arbeiten über die Gattung <i>Walchia</i> STBG. betreffend . . . . .	9
B. Nomenklatorische Fragen . . . . .	15
C. Die Gattung <i>Lebachia</i> n. gen. . . . .	23
a) <i>Lebachia piniformis</i> (SCHLOTH. pars) n. comb. . . . .	25

## Zweite Lieferung (2. Heft).

1939.

Mit Tafel XXXI—LXXIV und Tafelerklärungen Seite 13—27.

C. Die Gattung <i>Lebachia</i> n. gen. Forts. . . . .	
b) <i>Lebachia parvijolia</i> n. sp. . . . .	64
c) <i>Lebachia angustifolia</i> n. sp. . . . .	78
d) <i>Lebachia Goepfertiana</i> n. sp. . . . .	83
e) <i>Lebachia mitis</i> n. sp. . . . .	94
f) <i>Lebachia garnettensis</i> n. sp. . . . .	96
g) <i>Lebachia laxifolia</i> n. sp. . . . .	101
h) <i>Lebachia speciosa</i> n. sp. . . . .	113

## Dritte Lieferung (3. Heft).

1939.

Mit Tafel LXXV—CX und Tafelerklärungen Seite 28—40.

C. Die Gattung <i>Lebachia</i> n. gen. Schluß. . . . .	
i) <i>Lebachia mucronata</i> n. sp. . . . .	124
k) <i>Lebachia intermedia</i> n. sp. . . . .	128
l) <i>Lebachia frondosa</i> (RENAULT) n. comb. . . . .	131
m) <i>Lebachia Hirmeri</i> n. sp. . . . .	147
n) <i>Lebachia americana</i> n. sp. . . . .	150
o) <i>Lebachia hypnoides</i> (BRONGN.) n. comb. . . . .	155

## Vierte Lieferung (4. Heft).

1939.

Mit Tafel CXI—CL und Tafelerklärungen Seite 41—53.

D. Die Gattung <i>Ernestiodendron</i> FLORIN . . . . .	176
E. Die Gattung <i>Walchia</i> STBG. . . . .	204

## Fünfte Lieferung (5. Heft).

1940.

Mit Tafel CLI—CLXVI und Tafelerklärungen Seite 54—62.

F. Die Gattung <i>Gomphostrobus</i> MARION . . . . .	244
G. Die Gattung <i>Walchiostrobus</i> n. gen. . . . .	261
H. Die Gattung <i>Walchianthus</i> n. gen. . . . .	269
J. Die Gattung <i>Walchiopremnon</i> n. gen. . . . .	273
K. Die Gattung <i>Tylodendron</i> C. E. WEISS emend. . . . .	283
L. Die Gattung <i>Endolepsis</i> SCHLEIDEN . . . . .	291
M. Die Gattung <i>Dadoxylon</i> ENDLICHER . . . . .	293
N. Die Gattung <i>Cordaicarpus</i> H. B. GEINITZ . . . . .	295
O. Die Gattung <i>Samaropsis</i> GOEPPERT . . . . .	297
P. Die Gattung <i>Pollenites</i> R. POTONIÉ . . . . .	299
Q. Nicht näher bekannte, sterile Walchienreste . . . . .	299
R. Nachträge und Berichtigungen . . . . .	302
III. Sonstige Gattungen . . . . .	305
IV. Vermeintliche oder ungenügend bekannte Koniferenreste . . . . .	323
V. Bestimmungstabellen . . . . .	329
VI. Verzeichnis über die Fundorte und die an ihnen gefundenen Koniferen . . . . .	337
VII. Literaturverzeichnis zu Heft 1—5 . . . . .	354

## Sechste Lieferung (6. Heft).

1944.

Mit Tafel CLXVII—CLXXII und Tafelerklärungen Seite 63—66, sowie 44 Abbildungen  
im Text und auf 20 Beilagen.

VIII. Morphologie und Anatomie der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen . . . . .	366
A. Morphologie der Vegetationsorgane . . . . .	366
B. Anatomie der Vegetationsorgane . . . . .	390
C. Morphologie der Reproduktionsorgane . . . . .	415
D. Anatomie der Reproduktionsorgane . . . . .	453



## Siebente Lieferung (7. Heft).

1944.

Mit Tafel CLXXIII—CLXXXVI und Tafelerklärungen Seite 67—72, sowie 21 Abbildungen  
im Text und auf 9 Beilagen.

E. Morphologie der weiblichen Reproduktionsorgane der fossilen und rezenten Coniferales und Taxales . . . . .	459
F. Die weiblichen Reproduktionsorgane der rezenten Coniferales und Taxales . . . . .	526

## Achte Lieferung (8. Heft).

1945.

Mit 2 Karten im Text, 5 Tabellen im Text und auf 1 Beilage.

G. Zur Morphologie und Phylogenie der männlichen Reproduktionsorgane bei den Taxales und Coniferales . . . . .	655
H. Zur Phylogenie der Mikrosporen innerhalb der Coniferales und Taxales . . . . .	667
J. Zur Phylogenie der Laubblätter der Stachyospermen unter besonderer Berücksichtigung der Coniferales . . . . .	673
IX. Die Stellung der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen im System der Gymnospermen . . . . .	688
X. Die geologisch-geographische Verbreitung der ältesten bekannten Koniferen . . . . .	693
XI. Literaturverzeichnis zu Heft 6—8 . . . . .	704
XII. Register . . . . .	722

Ausführliche Inhaltsverzeichnisse finden sich jeweils am Anfang der einzelnen Lieferungen.

---



# DIE KÖNIFEREN DES OBERKARBONS UND DES UNTEREN PERMS

VON  
RUDOLF FLORIN

ACHTES HEFT

MIT 2 KARTEN IM TEXT, 5 TABELLEN IM TEXT UND AUF 1 BEILAGE

## Inhalt.

	Seite
Zur Morphologie und Phylogenie der männlichen Reproduktionsorgane bei den <i>Taxales</i> und <i>Coniferales</i> . . . . .	655
<i>Taxales</i> . . . . .	657
<i>Coniferales</i> . . . . .	632
Zur Phylogenie der Mikrosporen innerhalb der <i>Coniferales</i> und <i>Taxales</i> . . . . .	667
Zur Phylogenie der Laubblätter der Stachyospermen unter besonderer Berücksichti- gung der <i>Coniferales</i> . . . . .	673
Allgemeines über die Gefäßpflanzen . . . . .	673
<i>Ginkgoales</i> . . . . .	682
<i>Cordaitales</i> . . . . .	683
<i>Coniferales</i> und <i>Taxales</i> . . . . .	683
Die Stellung der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen im System der Gymno- spermen . . . . .	688
Die geologisch-geographische Verbreitung der ältesten bekannten Koniferen . . . . .	693
Literaturverzeichnis zu Heft 6—8 . . . . .	704
Register der Gattungs- und Artnamen zu Heft 1—8 . . . . .	722

## Zur Morphologie und Phylogenie der männlichen Reproduktions- organe bei den *Taxales* und *Coniferales*.

Verglichen mit den weiblichen Reproduktionsorganen sind die männlichen bei den jungpaläozoischen Koniferen vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus weniger aufschlußreich. Während im weiblichen Geschlecht die Zapfen der Lebachien aus den primitiveren Typen der Cordaitenblütenstände ohne Schwierigkeit abgeleitet werden können, besteht im männlichen Geschlecht eine große Kluft zwischen den Cordaiten und den ältesten bekannten Koniferen. Wie S. 445 festgestellt wurde, trägt die Blütenachse bei diesen nur Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle, die außerdem hypopeltat, hyposporangiat und bisporangiat sind, während bei den Cordaiten die Mikrosporophylle weitgehend mit sterilen Schuppen untermischt auftreten, keine Art von „Peltation“ aufweisen und akrospo-

rangiat sind, d. h. terminale Büschel von 4—6 Mikrosporangien tragen. Außerdem sind die Mikrostrombili der Cordaiten zu Blütenständen vereinigt, während sie bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen einzeln terminal an Seitensprossen letzter Ordnung auftreten. Etwa ebenso stark weichen die einzeln sitzenden männlichen Zapfen der bis jetzt bekannten oberpermischen Koniferen von den männlichen Reproduktionsorganen der Cordaiten ab, obwohl bei *Masculostrobus Harrassowitzi* mehrere Sporangien an jedem Sporophyll vorhanden sind. Was schließlich die bis jetzt untersuchten altmesozoischen Koniferen betrifft, so scheinen auch diese, ähnlich den rezenten, durchgehends hypopeltate oder mehr oder weniger flächenförmige, hyposporangiate Mikrosporophylle zu besitzen. In der äußeren Gestaltung der männlichen Sporophylle machen somit die paläozoischen und mesozoischen Koniferen einen relativ jungen Eindruck. Sie zeigen in dieser Beziehung keine so primitiven Züge wie die weiblichen Zapfen. Es hat daher den Anschein, als ob innerhalb der *Coniferales* die männlichen Blüten in der phylogenetischen Entwicklung den weiblichen vorausgeeilt wären, und daß wirklich primitive Formen erst in noch älteren Schichten als den stephanischen, aus denen die ältesten bisher bekannten Koniferen vorliegen, erwartet werden können. Von den den *Taxales* zugehörigen männlichen Zapfen sind bis jetzt aus jungpaläozoischen oder altmesozoischen Schichten keine mit Sicherheit bekannt. Daß ursprünglichere fossile Typen demnach nicht vorliegen, ist um so mehr zu bedauern, als die Ansichten der Autoren über die Phylogenie der männlichen Strobili bei den *Coniferales* und *Taxales* immer noch weit auseinandergehen. Darüber, daß die einzeln auftretenden Zapfen sowie, wenn Blütenstände vorhanden sind, die mit jenen homologen achselständigen Teile dieser Blütenstände Blüten und keine Blütenstände darstellen, ist man zwar heutzutage einig. Die Gegensätzlichkeit im Urteil der Autoren gilt statt dessen hauptsächlich der Morphologie und Phylogenie der Mikrosporophylle.

Daß die Mikrosporophylle der Cordaiten die primitivsten der Stachyospermen (vgl. SAHNI 1920 b) darstellen, kann nicht bezweifelt werden. Ihre cruciate, isotome Gabelung und das mesarche Xylem des Leitbündels sind unzweifelhaft als Spuren einer ursprünglich durchgehenden radiären Symmetrie aufzufassen. Tatsächlich ist das Mikrosporophyll der Cordaiten im distalen, die aufrechten Sporangien tragenden Teil immer noch radialsymmetrisch. Die proximale Partie ist dagegen flächig und also schuppenblattartig, obwohl das einfache Leitbündel wenig von der Abflachung beeinflußt worden ist.

Aus den Verhältnissen bei den ältesten fossilen Kormophyten zu urteilen, sind die Mikrosporophylle der Cordaiten phylogenetisch auf undifferenzierte Triebssysteme, d. h. radiäre, mehrfach gabelig verzweigte Sporangienstände zurückzuführen, bei denen die in die Luft ragenden Endtriebe gestielte, langgestreckte Sporangien darstellten. Bei den Vorfahren der Cordaiten ist dann zunächst das einzelne fertile Triebssystem einer Mesomreduktion oder Aggregation unterworfen worden, d. h. die sporangientragenden distalen Mesome sind reduziert geblieben, so daß sich die Triebgabeln zusammengedrängt haben. Ferner wurden die Sporangien-, „Stiele“ stark reduziert, und das basale Mesom ist flächig geworden, wodurch bei den Cordaiten die eine ursprüngliche Gestaltung beibehaltenden Sporangien an das Ende eines einaderigen, blattartigen Organes, eines Sporophylls, gestellt worden sind.

Verglichen mit den distalwärts radialsymmetrischen und aufrechte Sporangien terminal tragenden Mikrosporophyllen der Cordaiten sind die dorsiventralen, hypopeltaten und hyposporangiaten Mikrosporophylle geologisch jüngerer Stachyospermen als abgeleitet zu betrachten. Nach dieser sich in neuerer Zeit immer mehr durchsetzenden Auffassung sind somit im Gegen-

satz zu der früher herrschenden (vgl. z. B. PILGER 1929) die Sporophylle keine umgebildeten Laubblätter. Besonders deutlich zeigen dies die Cordaiten. Wenn in anderen Fällen Laubblätter und Mikrosporophylle äußerlich einander stark ähneln, handelt es sich offenbar um Parellelentwicklung aus morphologisch undifferenzierten Triebssystemen von übereinstimmender Größe und Komplikation, die sich nur dadurch voneinander unterscheiden haben, daß das eine fertil und das andere steril gewesen ist.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß die *Coniferales* durchwegs dorsiventrale Mikrosporophylle aufweisen, während bei den *Taxales* auch radiäre vorkommen und hier außerdem ein Übergang von der radiären Form in die dorsiventrale nachzuweisen ist. Da also die Verhältnisse innerhalb der *Taxales* mehrfach wechseln, empfiehlt es sich zunächst, ihre männlichen Reproduktionsorgane zu betrachten.

### Taxales.

Daß die Klasse *Taxales* geologisch sehr alt ist, wurde schon im Vorhergehenden betont. Ich erinnere daran, daß die Gattung *Taxus* sicher im Jura und wahrscheinlich in der oberen Trias vertreten ist, daß *Torreya* wahrscheinlich im Jura oder vielleicht noch früher existiert hat, sowie daß auch die obertriassische Gattung *Palaeotaxus* hierher gehört. Vermutlich ist die Klasse noch viel älter, obwohl Belege dafür noch fehlen. Was die Kenntnis der männlichen Reproduktionsorgane betrifft, so sind wir zwar mangels fossilen Materials gänzlich auf die rezenten Vertreter der Klasse angewiesen. Doch sind wenigstens *Taxus* und wohl auch *Torreya* uralte, auf die Gegenwart überkommene Typen. Allem Anschein nach gilt dies auch von *Austrotaxus* und *Amentotaxus*.

Erst vor kurzem (SAXTON 1934 a, p. 421) wurden die männlichen Reproduktionsorgane von *Austrotaxus* näher bekannt. Nach DOYLE (1926, p. 160) könnte damit das fehlende Glied zwischen einem primitiven Strobilus mit achselständigen Sporangiophoren und dem gewöhnlichen Typus der männlichen Koniferenzapfen vorliegen, welcher Vermutung zwar eine unrichtige Deutung des Baues der männlichen Reproduktionsorgane bei den Cordaiten zugrunde liegt, aber insofern einen richtigen Kern enthält, als mit den Cordaitenblütenständen große Ähnlichkeit vorhanden ist. Bei *Austrotaxus* haben wir es nämlich mit Blütenständen zu tun, die aus einer Hauptachse und achselständigen Mikrosporangienschuppenkomplexen oder Blüten (Mikrostrobili) bestehen. Die Anzahl derjenigen Schuppen an der übrigens mit weitem Mark versehenen Blütenstandachse, welche eine Blüte in ihrer Achsel tragen, schwankt zwischen drei und einem Dutzend. Dazu kommen mehrere „sterile“ Schuppen am Grunde und bisweilen auch einige an der Spitze derselben. Im Gegensatz zur Mehrzahl der Cordaiten scheinen bei *Austrotaxus* die Schuppen schraubig um die Blütenstandachse angeordnet zu sein. Ferner ist die Blüte hier extrem rückgebildet. Die Blütenachse ist sehr kurz geblieben und trägt äußerst stark verkümmerte, radialsymmetrische Mikrosporophylle, die zu 1—3 terminal je drei miteinander verwachsene, rundliche, wahrscheinlich umgewendete Sporangien tragen. Nach SAXTON bilden die Sporangien allein den distalen Teil des Mikrosporophylls. Eine gestielte, schildförmige sterile Endpartie, von welcher die Sporangien frei herabhängen könnten, fehlt also.

SAXTON leitet das Mikrosporophyll von *Austrotaxus* morphologisch von dem der Cordaitenblüten ab. Auch für die rezente Gattung ist meines Erachtens anzunehmen, daß das Sporophyll auf ein primitives radiäres Triebssystem mit einzelnen terminalen Sporangien zurückgeht, welches im Laufe der Jahrmillionen einer noch weit stärkeren Rückbildung als bei den Cordaiten unterworfen gewesen ist. Sehr fraglich ist, ob der basale Teil des Sporophylls bei den Vorfahren von *Austrotaxus* jemals flächig war. Er dürfte eher direkt aus dem ursprünglichen radiären Triebe reduziert worden sein. Im Zusammenhang mit der äußerst

starken Rückbildung der Mesome sind dann die Mikrosporangien verwachsen. Ich habe diese soeben als wahrscheinlich umgewendet bezeichnet, da eine gewisse Ähnlichkeit mit *Taxus* im Längsschnitt des Mikrosporophylls vorliegt. Sicher ist das aus den Abbildungen in der Arbeit von SAXTON nicht zu entnehmen. Bei ihm sind die Sporangien im reifen Zustande „terminal, in a fused group of three, on the stalk and not pendulous from a peltate expansion“. Er dürfte sie daher als aufrecht gedeutet haben. Ferner sind die fertilen Telome als reduziert zu betrachten, da die ungestielten Sporangien kurz und rundlich geworden sind. Im Vergleich mit *Cordaites* ist die Blütenachse gleichfalls rückgebildet und damit die Zahl der Sporophylle extrem vermindert. Die Basalteile der letztgenannten sind äußerst kurz und miteinander verschmolzen. Die Blütenachse wird ganz zur Bildung der Mikrosporophylle aufgebraucht. Leitbündel fehlen in diesen gänzlich.

Hieraus geht hervor, daß die männlichen Reproduktionsorgane von *Austrotaxus* mehrere Züge in ihrem Bau aufweisen, die phylogenetisch großes Interesse darbieten.

Mit Recht betrachtet SAXTON das sporangientragende Organ von *Austrotaxus* als homolog mit dem häufig als schildförmig bezeichneten, perisporangiaten Mikrosporophyll von *Taxus*. Dagegen wäre es unmöglich, die männlichen Zapfen dieser Gattung aus den Blütenständen von *Austrotaxus* abzuleiten. *Taxus* besitzt nämlich zerstreut in der Achsel von Nadelblättern stehende Einzelblüten, deren Achse am Grunde eine Anzahl steriler Schuppen trägt. Die Blütenachse trägt lauter Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle.

Das radialsymmetrische Mikrosporophyll von *Taxus* ist morphologisch und phylogenetisch von mehreren Forschern verschieden interpretiert worden. Die meisten betrachten dasselbe als ein peltates, d. h. schildförmiges Sporophyll, das mehrere, kreisförmig angeordnete, herabhängende Mikrosporangien trägt. Wegen der Undeutlichkeit des Schildes sowie der Verwachsung der Sporangien im basalen Teil unter sich und mit dem stielartigen Teil des Sporophylls, wodurch *Taxus* sich von *Equisetum* unterscheidet, ist man bisweilen im Zweifel gewesen, ob das Mikrosporophyll bei jener Gattung wirklich als peltat zu bezeichnen wäre. GOEBEL (1902, p. 251) bemerkt, daß die einzelnen Sporangien bei *Taxus* nicht, wie bei *Equisetum*, frei an einem schildförmigen, von den Sporangien deutlich unterschiedenen Endteil des Sporophylls herunterhängen, sondern die Substanz des Sporophylls, vom Stiele abgesehen, fast vollständig in Anspruch nehmen. In seiner Arbeit aus dem Jahre 1923 (p. 1507) bezeichnet er zwar die Mikrosporophylle von *Taxus* als schildförmig, aber noch später (GOEBEL 1932, p. 1742) als eigentlich nicht schildförmig und als nur äußerlich dem *Equisetum*-Sporophyll ähnlich. Diese Ansicht vertritt auch SAXTON (1934 a, p. 422), obwohl er zugibt, daß das junge Sporophyll von *Taxus* unzweifelhaft peltat ist. Meines Erachtens kann man hier sehr wohl von schildförmigen (oder peltaten) Sporophyllen sprechen, da mehrere Sporangien dem distalen Teil eines „Stieles“ entspringen, gegen den sie sich von allen Seiten her einkrümmen.

Das schildförmige Sporophyll von *Taxus* zeigt kaum einen ursprünglichen Typ, sondern dürfte vielmehr aus einem radiären, durch mehrfache Gabelung der Triebe und durch terminale, aufrechte Sporangien gekennzeichneten primitiven Sporangienstand abzuleiten sein. Die Umbildung seiner Distalpartie ist allem Anschein nach durch Reduktion, Aggregation und Verwachsung von Mesomen sowie Einkrümmung und Verwachsung der Basen der fertilen Telome herbeigeführt worden. Im Gegensatz zu dem Verhalten bei *Cordaites* ist der Basalteil des Sporangienstandes nicht flächig geworden. Wie ZIMMERMANN (1938 a, p. 610) erwähnt, zeigt die Gattung *Hyenia* unter den ältesten Articulaten eine Übergangsform zwischen dem primitiven Sporangienstand und dem peltaten Sporophyll, welche die Entstehung des letztgenannten allgemein verständlich macht.

Eine abwegige Auffassung vom Bau des Mikrosporophylls bei *Taxus* hat kürzlich THOMSON (1940, p. 74) vorgelegt. Nach ihm soll dieses nicht im eigentlichen Sinne peltat und radialsymmetrisch sein, sondern seine äußere Gestaltung wäre auf Verwachsung von zwei oder bisweilen drei dorsiventralen, hypoporangiaten Sporophyllen zurückzuführen, bei denen die Spreite extrem reduziert wäre. Weder aus der Entwicklungsgeschichte (DLUHOSCH 1937, p. 3) noch aus der Anatomie der Mikrosporophylle (DUPLER 1919, p. 358) sind irgendwelche Stützen hierfür zu erhalten. Distalwärts werden die Bündel des Sporophylls übrigens mesarch bis manchmal sogar exarch und konzentrisch-amphicribal, urtümliche Merkmale, die für die Primitivität dieses Organs sprechen. Ihr Vorhandensein steht mit der Ableitung desselben aus einem undifferenzierten Triebssystem, wie es für die ältesten Kormophyten bezeichnend ist, gut im Einklang. In dem distalen, sporangientragenden, stark rückgebildeten Teil des Mikrosporophylls sind im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Cordaiten keine Bündel erhalten geblieben.

Im Vergleich mit *Austrotaxus* ist die männliche Blüte bei *Taxus* weit weniger reduziert. Die Blütenachse, der Basalteil des Mikrosporophylls und dessen Leitbündel sind bei *Taxus* stärker ausgebildet. Die Zahl der Sporangien ist weit größer, und diese sind nur zum Teil miteinander verwachsen.

Bei *Torreya* stehen die männlichen Blüten, ähnlich wie bei *Taxus*, einzeln in Laubblattachseln. Die Achse trägt am Grunde mehr oder weniger dicke und starre, schwach gekielte Schuppen in vier Reihen. Die zahlreichen Mikrosporophylle sind dicht gedrängt und in alternierenden Viererwirteln angeordnet. Das einzelne basalwärts stielförmige Sporophyll verbreitert sich am Ende zu einem ziemlich breiten, aber kurzen, schuppenförmigen Endteil, der an dem nach oben gewendeten Rande gezähnt ist und am unteren normal vier frei herabhängende Mikrosporangien trägt. Das Mikrosporophyll von *Torreya* ist also im Gegensatz zu dem von *Taxus* dorsiventral ausgebildet und in der Zahl der Sporangien reduziert. Von beträchtlichem Interesse ist aber, daß jene Gattung bei genauerem Zusehen Übergänge zwischen beiden Typen aufweist. Nach COULTER & LAND (1905, p. 163; vgl. ROBERTSON 1904, p. 135) sollen an jedem Mikrosporophyll tatsächlich sieben Sporangien in einer mit derjenigen bei *Taxus* übereinstimmenden Anordnung angelegt werden. Während die vier nach unten gewendeten Anlagen sich zu Sporangien entwickeln, werden die drei oberen nebst den Zellen zwischen ihnen desorganisiert und schließlich durch eine einzige große Harzlücke ersetzt. Noch wichtiger ist, daß gelegentlich peltate Sporophylle mit 6—7 kreisförmig angeordneten Sporangien entstehen. *Torreya* zeigt demnach im typischen Fall deutlich Reduktionserscheinungen im Mikrosporophyll, welche zur dorsiventralen Ausbildung derselben geführt haben.

THOMSON (1940, p. 75) weist zwar diese Ableitung des *Torreya*-Mikrosporophylls von dem bei *Taxus* mit der Bemerkung ab, daß bei den Koniferen (im weiteren Sinne) die häufig auftretende Reduktion der Zahl der Sporangien an jedem Sporophyll, besonders im Apikalteil der Zapfen, nicht mit dem Auftreten von neuen Harzbehältern verbunden wäre. Demgegenüber ist hervorzuheben, erstens daß THOMSON die Verhältnisse innerhalb zwei verschiedener Gymnospermenklassen verglichen hat, und zweitens, daß die Raumverhältnisse in verkümmerten apikalen Sporophyllen ganz andere als in normalen, lateral gestellten sein müssen, wodurch die Zahl der Sporangienanlagen beeinflusst wird und die eventuelle Ausbildung von Harzlücken verhindert sein kann. Wie dem auch sei, es unterliegt besonders im Hinblick auf das gelegentliche Auftreten perisporangiaten Mikrosporophylls keinem Zweifel, daß das dorsiventrale Sporophyll von *Torreya* von dem radialsymmetrischen von *Taxus* abzuleiten ist, was auch die Untersuchung von DLUHOSCH (1937, p. 5) gezeigt hat.

Nach DLUHOSCH hängt die Auflockerung der Mikrosporangien von *Torreya* hauptsächlich damit zusammen, daß, verglichen mit *Taxus*, der proximale stielförmige Teil des Sporophylls hier länger auswächst.



Die Ausbildung des Endteils zu einem gezähnelten „Schildchen“ beruht auf partieller Sterilisierung der Sporophyllanlage.

Die vierte rezente Gattung der *Taxales*, *Amentotaxus* (YAMAMOTO 1927 und 1932), zeigt Ähnlichkeit sowohl mit *Austrotaxus* als auch mit *Torreya*. Bei ihr sind die halbkugeligen männlichen Blüten ährenförmig an unverzweigten oder auch bisweilen je einmal gegabelten Achsen angeordnet, die meist zu 2—4 an der Spitze typisch beblätterter Sprosse gestellt und am Grunde von zwei- oder vierreihig angeordneten, starren und gekielten Schuppen umgeben sind. Die Blütenstandachse trägt rings herum sehr kleine Schuppen, in deren Achseln die Einzelblüten stehen. Durch die Blütenstandbildung stimmt also die Gattung *Amentotaxus* gewissermaßen mit *Austrotaxus* überein — sowohl die Blütenstände als auch die einzelnen Blüten sind jedoch bei ihr weniger stark rückgebildet — und weicht von *Taxus* und *Torreya* ab. Sie ähnelt andererseits der letztgenannten Gattung in der dorsiventralen Ausbildung der Mikrosporophylle. Distalwärts ist an diesen eine dreieckige, sterile schuppenförmige Partie ausgebildet, die am unteren Rande nach YAMAMOTO (1932, p. 8) dicht gedrängt 2—8 und meist 3—5 eiförmige, herabhängende Sporangien trägt. Wenn nur zwei Sporangien vorhanden sind, erinnert das Sporophyll etwas an das von *Ginkgo*. Soweit bekannt, kommen bei *Amentotaxus* anomale perisporangiate, schildförmige Sporophylle nicht vor. Trotzdem dürften ihre dorsiventralen Mikrosporophylle — nach den Befunden an *Torreya* zu urteilen — sich phylogenetisch am nächsten aus der Schildform entwickelt haben.

Über die Phylogenie der Mikrosporophylle innerhalb der *Taxales* liegen verschiedene Auffassungen vor, die vor allem in der Grundfrage — ob das schildförmige, perisporangiate Sporophyll als ursprünglich und das dorsiventrale folglich als abgeleitet zu betrachten ist, oder ob die Urform des Sporophylls ein dorsiventrales und einseitig mit Sporangien besetztes Gebilde darstellte — voneinander abweichen. PILGER (1926 und 1929) geht von der Auffassung aus, daß die Sporophylle der Koniferen im weiteren Sinne umgebildete Laubblätter darstellen und betrachtet solche Typen als primitiv, bei denen die Differenz zwischen Mikrosporophyll und Laubblatt gering ist. Die Ableitung des *Taxus*-Mikrosporophylls bereitet ihm deshalb große Schwierigkeiten. Er schreibt (1926, p. 158):

„So kann man nur annehmen, daß die Schildform von *Taxus* von Vorfahren vererbt ist, bei denen sich die ausgesprochene Differenz von Laubblatt und Sporophyll herausgebildet hat, während bei den Vorfahren der anderen Coniferen-Gruppen diese Differenz noch nicht vorhanden war, und nun die bilaterale Form auf diese übergegangen ist und sich mannigfach .... modifiziert hat.“

GOEBEL (1923 und 1932) möchte gleichfalls von Sporophyllen ausgehen, welche in ihrer Gestalt noch deutlich mit Schuppenblättern übereinstimmen, und auf diese die schildförmigen zurückführen. Das Mikrosporophyll von *Taxus* wäre darnach als eine stark abgeleitete Form aufzufassen. Ähnlich leitet offenbar VON WETTSTEIN (1935) das *Taxus*-Sporophyll von dem dorsiventralen Typ ab, da er bei jenem von einer stielartigen Umbildung des basalen Teils und Rückbildung des „Blattendes“ spricht. Nach JEFFREY mit seiner Schule (vgl. EAMES 1913 und SINNOTT 1913) ist das dorsiventrale bisporangiate Mikrosporophyll unter den Koniferen (im weiteren Sinne) primitiv und das *Taxus*-Sporophyll demnach abgeleitet. THOMSON (1940) geht von dem dorsiventralen *Araucaria*-Typ mit zahlreichen Sporangien aus. Nach ihm ist *Torreya* relativ primitiv, während *Taxus* und *Austrotaxus* stark umgewandelte, aus verwachsenen dorsiventralen Sporophyllen bestehende Mikrosporophylle besitzen sollen. WORSDELL (1901) endlich ist zwar der Ansicht, daß das *Taxus*-Sporophyll sich aus einem dem Mikrosporangienschuppenkomplex von *Cordaites* ähnlichen Typ heraus entwickelt hat, betrachtet aber die Mikrosporophylle von *Torreya* und *Ginkgo* als intermediär zwischen diesen Formen. Das distalwärts radialsymmetrische Sporophyll vom *Cordaites*-Typ würde sich also zunächst



in eine dorsiventrale Form umgewandelt und sich dann von neuem radiär sowie im Zusammenhang damit am Ende schildförmig entwickelt haben.

Die Ansichten der genannten Autoren besagen also, daß die Mikrosporophylle von *Torreya* und *Amentotaxus* als primitiv gegenüber denen von *Taxus* und *Austrotaxus* aufzufassen wären. Man ist aber dabei offensichtlich von unrichtigen Voraussetzungen ausgegangen, da das Resultat der angestellten Erwägungen sowohl neueren Ergebnissen der Paläobotanik als auch den Befunden an *Torreya* widersprechen und außerdem vorzugsweise auf die bei den *Coniferales* obwaltenden Verhältnisse gegründet sind.

Andere Autoren stehen statt dessen auf dem Standpunkt, daß das radialsymmetrische, schildförmige und perisporangiate Sporophyll von *Taxus* innerhalb der *Taxales* ursprünglich ist. Dies gilt von ČELAKOVSKY (1897), COULTER & LAND (1905), STARR (1910), DUPLER (1919), SAHNI (1920 b), BENSON (1921), DOYLE (1926), ZIMMERMANN (1930, 1933 und 1938 a), SAXTON (1934 a), DOYLE & O'LEARY (1934) und DLUHOSCH (1937). Nach ČELAKOVSKY ist die älteste ursprüngliche Form des rein reproduktiven Sporophylls unter den Gymnospermen radiär gewesen, und infolge ausgiebigeren Vegetativwerdens dorsiventral geworden. Während er die Urform des Mikrosporophylls bei *Welwitschia* gefunden zu haben glaubt und folglich bei *Taxus* eine Vermehrung der Sporangien annimmt, hat man sonst im allgemeinen den Mikrosporangien-schuppenkomplex von *Cordaites* mit mehreren terminalen und aufrechten Sporangien als Ausgangspunkt gewählt und sich vorgestellt, daß dieser dem primitiven Zustand am nächsten komme. DOYLE meint, daß die radialsymmetrischen Mikrosporophylle von *Taxus* und *Austrotaxus* im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung niemals blattartig ausgebildet worden, sondern durch Reduktion aus einem primitiven, verzweigten, sporangientragenden Triebssystem mit distalen Sporangien entstanden seien. Die Ausbildung eines schuppenförmigen Endteils und die Beschränkung der Sporangien auf den nach unten gewendeten Rand desselben, wie bei *Torreya* und *Amentotaxus*, wären abgeleitete Merkmale. Nach DLUHOSCH besitzen die Taxaceen und besitzt insbesondere die Gattung *Taxus* selbst den ursprünglichsten Mikrosporophylltypus unter den Koniferen im weiteren Sinne. Im ganzen wäre die Grundform des Koniferen-Mikrosporophylls auf „ein peltates, mittelständig gestieltes, randständig mit Mikrosporangien besetztes Sporophyll“ zurückzuführen, obwohl sie bei allen rezenten Koniferenfamilien mit Ausnahme der Taxaceen insofern abgeändert wäre, als sich die distale Sporophyllpartie nur am unteren Rand fertil und im übrigen steril, d. h. mehr oder weniger weitgehend flächenhaft und laubig entwickelt hätte. Was die echten *Coniferales* betrifft, so soll erst unten Stellung zu der Auffassung DLUHOSCH's genommen werden. ZIMMERMANN endlich hat die Mikrosporophyllbildung vom Gesichtspunkte der Telomtheorie aus betrachtet. Nach ihm ist der radiäre, mehrfach verzweigte Sporangienstand mit terminalen, aufrechten Sporangien unverkennbar die Ausgangsform der Mikrosporophylle bei den Phanerogamen. Was die *Taxales* betrifft, so wurde seines Erachtens bei der Beschränkung der Sporangien auf den unteren Rand des distalen Sporophyllteils das Stadium des peltaten Sporophylls durchlaufen, d. h. die Umbiegungsstelle der fertilen Telome wurde zu einem Schild verbreitert, an dessen Unterseite die Sporangien hingen. Dagegen wendet sich ZIMMERMANN gegen die Annahme, daß peltate Sporophylle allgemein die älteste Sporophyllform bei den Kormophyten darstellen würden, da dies fossil nicht belegt sei (vgl. ZIMMERMANN 1938 a, p. 605, und HIRMER 1941, p. 69). Bei *Taxus* ist nach ihm der ursprünglich radiäre Bau des Sporangienstandes erhalten geblieben.

Ich schließe mich in bezug auf die *Taxales* der Auffassung ZIMMERMANN's an. *Taxus* zeigt ohne Zweifel die primitivste, bisher bekannte Mikrosporophyllgestaltung innerhalb dieser Klasse der Gymnospermen, während *Torreya* und *Amentotaxus* abgeleitete Formen darstellen. *Austrotaxus* kommt der Gattung *Taxus* am nächsten. Das pel-

tate, perisporangiate Mikrosporophyll ist aber allem Anschein nach seinerseits phylogenetisch aus einem undifferenzierten, gabelig verzweigten Triebssystem mit terminalen, aufrechten Sporangien entstanden. Es ist daher anzunehmen, daß diese ursprüngliche Gestaltung der männlichen Sporangienstände die Vorfahren der *Taxales* ausgezeichnet haben.

### Coniferales.

Bei den Erörterungen über Morphologie und Phylogenie der männlichen Zapfen bei den Koniferen, insbesondere der Mikrosporophylle, ist man bisher im allgemeinen von den Verhältnissen bei den rezenten *Taxales* ausgegangen. Da aber diese Gruppe und die *Coniferales* verschiedene Gymnospermenklassen darstellen, müssen die männlichen Koniferenzapfen zunächst für sich betrachtet werden, wonach auf Grund der erzielten Ergebnisse geprüft werden soll, wie weit hier die phylogenetische Entwicklung ähnlich wie bei den *Taxales* erfolgt ist.

Die Stellung der männlichen Blüten ist innerhalb der rezenten *Coniferales* mit ihren zahlreichen Gattungen und Arten noch abwechslungsreicher als bei den *Taxales* (vgl. PILGER 1926). Sie stehen bei manchen an Lang- oder Kurzweigen terminal, in anderen Fällen einzeln in der Achsel von Laub- oder Schuppenblättern. Die Blüten können ferner zu mehreren gebüschelt an Zweigenden oder in Laubblattachseln stehen. Bei *Cunninghamia* unter den Taxodiaceen sind die Blüten kopfig gehäuft und gehen von Schuppenblattachseln aus. *Cephalotaxus*, die einzige Gattung der Cephalotaxaceen, besitzt kugelige, blattachselständige Blütenstände, die mehrere von breiten Schuppen gestützte Blüten enthalten. Gewisse Arten von *Podocarpus* zeigen mehrere, an der Spitze eines Zweigleins gebüschelte Blüten, die der Achsel von Schuppenblättern entspringen. Bei *Pinus* treten sie ährenförmig gedrängt an Stelle von Kurzweigen am Grunde junger Langtriebe auf und stehen in der Achsel häutiger Tragblätter am Langtrieb. Endlich sind die männlichen Blüten bei *Cryptomeria* unter den Taxodiaceen ährenförmig angeordnet, und bei der derselben Familie angehörenden Gattung *Taxodium* finden sich terminale, rispenartige Blütenstände.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen im weiblichen Geschlecht ist also die Stellung der männlichen Blüten bei den Koniferen stark schwankend. Daß die Gattungen der Taxodiaceen in dieser Hinsicht erhebliche Unterschiede zeigen, ist ein Ausdruck für die Heterogenität dieser Familie. Aber auch innerhalb anderer Familien und sogar Gattungen kommen verschiedene Stellungen vor. Im vorliegenden Zusammenhang bieten diese kein größeres Interesse.

Anders verhält es sich mit der Morphologie der Mikrosporophylle, die vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus viel Diskussion veranlaßt hat. Die Achse der männlichen Blüte trägt nur Sporophylle und also keine mit diesen untermischten sterilen Schuppen, worin die Koniferen mit den *Taxales* übereinstimmen, aber von den Cordaiten abweichen. Ihre Gestaltung wurde kürzlich von DLUHOSCH (1937) entwicklungsgeschichtlich untersucht. Allen Koniferen gemeinsam ist, daß die Mikrosporophylle dorsiventral und hyposporangiat sind. PILGER (1926, p. 156) unterscheidet folgende Haupttypen (die Charakterisierung derselben hier zum Teil etwas abgeändert und vervollständigt):

a) den Typus der Cupressaceen und Taxodiaceen: Mikrosporophylle spiralig (Taxodiaceen) bzw. dekussiert oder in alternierenden Dreierwirteln (Cupressaceen) gestellt, mit kurzem, stiel förmigen Proximalteil und stark nach oben entwickeltem, schuppenartigen Distalteil; Sporangien rundlich bis ziemlich langgestreckt, meist 3—6 bei den Cupressaceen, 2 bis beträchtlich an Zahl bei den Taxodiaceen,

frei am Unterrande des Distalteils; oder Mikrosporophylle (die Cupressaceen zum Teil) mehr oder weniger schildförmig, d. h. sekundär mit einem den Sporangien deckelartig vorgelagerten Auswuchs versehen, wodurch die Sporangien gegen den stielförmigen Proximalteil des Sporophylls verlagert erscheinen;

b) den Typus der *Araucaria*: schmal-zylindrische Sporangien in größerer Zahl (6—19) frei von der Unterseite der schuppenförmigen Endpartie spiralig angeordneter Mikrosporophylle entspringend und parallel mit deren stielförmigem Proximalteil gerichtet;

c) den Typus der Pinaceen und Podocarpaceen: 2 kurz-ovale bis ziemlich lange und schmale oder pyramidenförmige Sporangien an der Unterseite spiralig gestellter Mikrosporophylle, mit diesen verwachsen; das distale Ende des Sporophylls mehr oder weniger kräftig entwickelt oder gegenüber dem Sporophyll im ganzen stark zurücktretend.

*Agathis* schließt sich der Gattung *Araucaria* eng an. *Cephalotaxus* ähnelt gewissen Podocarpaceen, hat aber meist drei Sporangien je Mikrosporophyll.

Im Gegensatz zur Mehrzahl der Koniferen sind nach DLUHOSCH (loc. cit., p. 8) die Sporangien am Mikrosporophyll bei *Araucaria*, *Agathis* und *Taxodium* in zwei Parallelreihen angeordnet. Gelegentlich kommt diese Erscheinung auch unter den Cupressaceen vor (*Chamaecyparis* und *Thuja*). Was den unterseitigen, vor den Sporangien gelagerten Auswuchs am Endteil des Mikrosporophylls bei der Mehrzahl der Cupressaceen betrifft, so ist aus der Entwicklungsgeschichte ersichtlich, daß es sich um einen sekundären, über der ursprünglichen Sporangieninsertionsstelle seinen Ursprung nehmenden Auswuchs handelt. Die verschiedenen Mikrosporophyllformen der Koniferen im übrigen sind nach DLUHOSCH dadurch gegeben, daß bald mehr, bald weniger ausgeprägt die sterile Partie am distalen Ende des Sporophylls laubig ausgezogen ist und daß im Zusammenhang damit diese Partie manchmal schon in verhältnismäßig jungen Entwicklungsstadien, proleptisch vorgreifend, weitgehend in Erscheinung tritt.

Der Leitbündelverlauf im Mikrosporophyll der rezenten *Coniferales* ist von THIBOUT (1896), SEWARD & FORD (1906), SINNOTT (1913), DOYLE (1926), DLUHOSCH (1937) und THOMSON (1940) mehr oder weniger eingehend untersucht worden. In das Sporophyll tritt von der Blütenachse aus ein einfaches Leitbündel ein, das sich im weiteren Verlauf bei verschiedenen Gattungen etwas ungleich verhält. Dasselbe kann nach THIBOUT ungeteilt bleiben und hört dabei entweder schon im stielförmigen proximalen Teil des Sporophylls auf oder setzt sich bis in den sterilen Endteil fort (Cephalotaxaceen, Pinaceen, Podocarpaceen und Taxodiaceen mit Ausnahme von *Sciadopitys*). Oder das Sporophyllbündel gabelt sich wiederholt in der Region der Sporangieninsertion, wobei die ersten Gabelungen unmittelbar aufeinander folgen, und gibt auch Zweige nach unten ab (Araucariaceen, *Sciadopitys*, Cupressaceen). Bei den Araucariaceen und *Sciadopitys* enden die unteren Bündelzweige breit und diffus im Gewebe des distalen Sporophyllteils am Grunde der Sporangien. Jedes von ihnen erhält einen Bündelzweig. Bei den Cupressaceen bestehen die entsprechenden Bündelzweige nur aus englumigen und langgestreckten Zellen und sind also nicht in Xylem und Phloëm differenziert. Der den Sporangien vorgelagerte unterseitige Auswuchs ihrer Mikrosporophylle entbehrt der Leitbündelversorgung. Nach DLUHOSCH tritt im Gegensatz zu der Behauptung THIBOUT's Bündelteilung auch bei *Podocarpus* ein, wobei ein Zweig zur fertilen, der andere zur sterilen Hälfte der distalen Partie des Mikrosporophylls zieht. Daß bei *Araucaria* und *Agathis* die unteren Bündelzweige Sporangienbündel darstellen, geht nach THOMSON daraus hervor, daß ihre Zahl sich nach der Zahl der Sporangien richtet. Endlich hat DOYLE den Leitbündelverlauf im Mikrosporophyll von *Larix* studiert und dabei gefunden, daß das im proximalen Teil vorhandene einfache Bündel wie bei *Taxus* distalwärts einen mesarchen Bau des Xylems aufweist. Im Gegensatz zu dem Verhalten bei *Taxus* wird das Bündel in der distalen Region des Sporophylls

phylls von Transfusionsgewebe begleitet, das einen Keil nach unten und zwei Stränge an die obere sterile Partie abgibt.

Was die Phylogenie der Mikrosporophylle innerhalb der Koniferen (im engeren Sinne) betrifft, so stehen zunächst folgende Auffassungen einander gegenüber:

I. Das flächig ausgebreitete, laubblattähnliche, dorsiventrale und hyposporangiate Mikrosporophyll stellt die Grundform dar; die Sporophylle sind um so stärker abgeleitet, je mehr sie sich von dieser Form entfernt haben; die schildförmige Ausbildung derselben bei der Mehrzahl der Cupressaceen ist eine sekundäre Erscheinung (THIBOUT 1896, VELENOVSKY 1910, GOEBEL 1923, PILGER 1926 und 1929, VON WETTSTEIN 1935).

II. Die Grundform stellt ein peltates, mittelständig gestieltes, perisporangiates Mikrosporophyll dar; die dorsiventrale Form, bei der die Fertilität auf die untere Hälfte des Schildrandes beschränkt ist, während die obere Partie des Schildes mehr oder weniger weitgehend flächenhaft und laubig entwickelt ist, ist abgeleitet; die Ausbildung eines den Sporangien vorgelagerten Auswuchses an der Endpartie des Sporophylls bei der Mehrzahl der Cupressaceen und die damit im Zusammenhang stehende scheinbare Verlagerung der Sporangieninsertionsstelle gegen den Schildträgerstiel hin ist sekundär (DLUHOSCH 1937).

III. Die Mikrosporophyllgestaltung geht auf einen radiären, undifferenzierten, mehrfach verzweigten Sporangienstand mit terminalen, aufrechten Sporangien zurück; die Sporophylle sind um so stärker abgeleitet, je mehr sie vegetativ entwickelt und laubblattähnlich geworden sind (ČELAKOVSKY 1897, DOYLE 1926, DOYLE & O'LEARY 1934, ZIMMERMANN 1930).

Wenn vorläufig von der Vorstellung DLUHOSCH's abgesehen wird, so hat sich die Diskussion in späteren Jahren vorzugsweise um die Frage gedreht, inwieweit die erste oder dritte Alternative zutrifft. Während besonders PILGER die alte Auffassung verteidigt hat, nach der das Mikrosporophyll ein metamorphosiertes Laubblatt und die Grundform daher ein flächig ausgebreitetes, laubblattähnliches, dorsiventrales und hyposporangiates Sporophyll darstellt, sind DOYLE und ZIMMERMANN unter dem Eindruck der bei den ältesten fossilen Gefäßpflanzen aus dem Devon und den *Cordaitales* gefundenen Organisationsverhältnisse für die Ansicht eingetreten, daß die Mikrosporophyllgestaltung bei den Koniferen auf einen radiären, undifferenzierten, mehrfach verzweigten Sporangienstand mit terminalen, aufrechten Sporangien zurückgeht. Wie ZIMMERMANN und andere hervorgehoben haben, finden wir solche terminal stehenden und aufgerichteten Sporangien um so mehr, je ältere Erdschichten wir aufsuchen, d. h. je mehr wir bis an die Wurzel der Kormophyten vordringen. Ferner ist die Verzweigung der Sporangienstände bei den ältesten bekannten Landpflanzen radiär aufgebaut und nicht in einer einzigen Ebene erfolgt. Die phylogenetische Weiterentwicklung der Sporangienstände hat sich vor allem auf die Stellung der Sporangien bezogen, d. h. auf den Zusammenhang derselben mit flächig gewordenen Teilen des Sporangienstandes, wobei sie schließlich auf die Unterseite einer Blattfläche verlagert wurden. Wie wir von den *Taxales* wissen, wurde dabei das Stadium des peltaten, perisporangiaten Sporophylls durchlaufen. Es ist aber nach ZIMMERMANN nicht wahrscheinlich, daß in der Phylogenie bei jeder Verlagerung der Sporangien auf die Blattunterseite dieses intermediäre Stadium vorgekommen ist. Die Fertilitätsreduktion kann also auch vor der Aggregation und dem Flächigwerden der Sporangienstände eingesetzt haben. Es ist, wie der genannte Autor bemerkt, der Umstand, daß fertile und vegetative „Blätter“ gleichgestaltete Ausgangsformen (Telomstände) gehabt haben und manchmal eine auffällige Parallelentwicklung durchlaufen sind, welcher die frühere Annahme einer phylogenetischen Umwandlung von Trophophyllen in Sporophylle (oder umgekehrt) veranlaßt hat. Die einaderigen Laubblätter der meisten Koniferen sind aber stärker reduziert als ihre Mikrosporophylle, da terminale Auszweigungen,

die den Sporangien und dem distalen sterilen Teil der Sporophylle entsprechen würden, ganz fehlen. Die sog. *Gomphostrobus*-Blätter von *Lebachia* und *Ernestiodendron* aus dem Oberkarbon und unteren Perm zeigen aber noch derartige sterile Auszweigungen in der Form von Gabelzipfeln.

Obwohl schon die ältesten bekannten Koniferen dorsiventrale, hypopeltate und hyposporangiate Mikrosporophylle besaßen (vgl. Textabb. 37 auf S. 436), erscheint es somit höchstwahrscheinlich, daß die Koniferenmikrosporophylle im allgemeinen auf radiäre, undifferenzierte Triebssysteme (fertile Telomstände oder Sporangienstände) mit terminalen, aufgerichteten Sporangien zurückgehen. Die Frage, ob in der phylogenetischen Entwicklung auch bei den Koniferen ein echt peltates Stadium vorgekommen ist, läßt sich vom paläobotanischen Gesichtspunkt aus nicht sicher beantworten, da entsprechende fossile Formen, die die früheste Abwandlung der angenommenen Grundform veranschaulichen könnten, fehlen. Bemerkenswert ist immerhin, daß, wie zuvor erwähnt, sowohl die paläozoischen als auch die altmesozoischen Koniferen durchgehends derartiger peltaten Sporophylle entbehrt zu haben scheinen.

In diesem Zusammenhang sind die Untersuchungen von DOYLE (1926) und DOYLE & O'LEARY (1934) an *Larix* und *Pseudotsuga* bzw. *Fitzroya* von Interesse. Was jene Gattungen betrifft, so hat DOYLE die Ausbildung von zwei Harzlücken im distalen sterilen Teil des Sporophylls nachgewiesen, die derjenigen von *Torreya* ähnelt. Er glaubt, daß diese Harzlücken an Stelle von abortierten Sporangien entstanden sind, was auf Reduktion von einem peltaten Sporophylltypus mit rings herum herabhängenden Sporangien deuten würde. Da echt schildförmige Mikrosporophylle unter den Koniferen nicht vorkommen, halte ich die Deutung DOYLE's für sehr zweifelhaft.

Von größerem Interesse sind die von DOYLE & O'LEARY an *Fitzroya* gemachten Beobachtungen. In anomalen männlichen Zapfen fanden sie nämlich distalwärts radiär verzweigte Sporophylle mit mehr Sporangien als im Normalfall, welche letztere aufrecht am Ende der durchgehends stielförmigen Sporophyllzweige standen. Übergänge zwischen den normalen und den abnormen Sporophyllen wurden auch nachgewiesen, aber in keinem Fall scheint es sich um peltate Sporophylle gehandelt zu haben.

Demgegenüber ist DLUHOSCH (1937) auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen zu der Auffassung gekommen, daß die Grundform des Mikrosporophylls nicht nur bei den *Taxales*, sondern auch bei den Koniferen peltat und perisporangiat gewesen ist. Tatsächlich ist aber unter den Koniferen weder in jüngeren noch in älteren ontogenetischen Entwicklungsstadien die echt peltate Gestalt ausgebildet. Der obere distale Teil des Sporophylls ist stets steril. Am meisten schildförmig erscheinen die hyposporangiaten Mikrosporophylle gewisser Cupressaceen, aber bei ihnen handelt es sich auch nach DLUHOSCH um einen an der Endpartie des einzelnen Sporophylls entstandenen und den Sporangien vorgelagerten Auswuchs sekundärer Natur.

Soweit zur Zeit beurteilt werden kann, sind daher die Mikrosporophylle der Koniferen in Übereinstimmung mit denen der *Taxales* auf radiäre, mehrfach verzweigte undifferenzierte Sporangienstände mit terminalen, aufgerichteten Sporangien phylogenetisch zurückzuführen. Die beiden Klassen unterscheiden sich aber in bezug auf die phylogenetische Entwicklung dieser primitiven Sporophylle, indem bei den *Taxales* ein peltates, perisporangiates Stadium durchlaufen wurde, das bei den *Coniferales* allem Anschein nach gefehlt hat.

Ferner weichen die Ansichten der Autoren in der Frage voneinander ab, inwieweit mehrere oder nur zwei, freie oder nichtfreie Sporangien die Grundform des Koniferenmikrosporophylls charakterisiert haben.

Mehrere Forscher (vgl. ČELAKOVSKY 1890, THIBOUT 1896, VELENOVSKY 1910, GOEBEL 1923 und 1932, PILGER 1929, ZIMMERMANN 1930, THOMSON 1940) halten dafür, daß Sporophylle mit mehreren freien Sporangien und stärker entwickeltem Leitbündelsystem ursprünglicher sind als solche, die wenige, mit dem Sporophyll-, „Stiel“ verwachsene Sporangien tragen und ein schwächeres, also reduziertes Bündelsystem aufweisen. Nach der Auffassung DLUHOSCH's (1937) sind zwar Sporophylle mit mehreren Sporangien primitiver als solche mit nur zwei, aber die serielle Doppelreihung der Sporangien bei gewissen Gattungen, z. B. *Araucaria*, wäre eine sekundäre Erscheinung. Im scharfen Gegensatz hierzu deutet die JEFFREY'sche Schule (EAMES 1913, SINNOTT 1913) die Sporophylle mit zwei Sporangien an der Unterseite als primitiv und die mit mehr Sporangien als abgeleitet.

Die zuletztgenannte Auffassung der JEFFREY'schen Schule hat insofern ihre Bestätigung gefunden, als die ältesten bekannten fossilen Koniferen aus dem Paläozoikum durch hypopeltate, hyposporangiate und bisporangiate Mikrosporophylle gekennzeichnet sind. Erst im oberen Perm tritt, soweit bekannt, die Sporophyllform mit mehreren Sporangien auf, welche zum Unterschied von denjenigen von *Lebachia* und Verwandten schmal-zylindrisch sind (*Masculostrobus Harrassowitzi*). Wie schon oben hervorgehoben wurde, sind aber Gründe für die Annahme vorhanden, daß der Mikrosporophylltyp der Lebachien seinerseits aus einer primitiveren Form hervorgegangen ist, bei welcher mehrere langgestreckte Sporangien aufrecht in terminaler Stellung getragen wurden (vgl. *Cordaianthus* ♂). Das Vorhandensein mehrerer einreihigen Sporangien am Mikrosporophyll ist daher als primitives Merkmal zu bezeichnen, während Parallelreihigkeit der Sporangien eine Neubildung darstellen dürfte. Der bisporangiate *Lebachia*-Typ ist schon stark abgeleitet, obwohl die Sporangien noch allem Anschein nach unabhängig voneinander und vom proximalen, stielförmigen Teil des Sporophylls frei herunterhängen. Im Gegensatz zum Mikrosporophyll von *Cordaia*, wo der proximale Teil flächig geworden war, ist diese Veränderung bei dem Sporophyll der ältesten sowie der geologisch jüngeren, einschließlich rezenten Koniferen vorzugsweise in der einen (oberen) Hälfte der Endpartie des Sporophylls eingetreten.

Schon hieraus ist ersichtlich, daß im Gegensatz zu CHURCH (1920) und GOEBEL (1923) Kugelform der Mikrosporangien und Verschmelzung von Mikrosporangien mit dem proximalen Sporophyllteil als abgeleitete Merkmale angesehen werden müssen.

Es sei schließlich bemerkt, daß bei gewissen Autoren der Beurteilung der morphologischen Verhältnisse bei den Koniferenmikrosporophyllen eher allgemeine Vorstellungen über die systematische Stellung und das geologische Alter der betreffenden Gattungen und Familien als die Mikrosporophylle selbst betreffende merkmalsphyletische Erwägungen zugrunde liegen dürften. Ich kann mich also des Eindrucks nicht erwehren, daß die verschiedenen Ansichten über die phylogenetische Entwicklung der Mikrosporophylle bei den Koniferen manchmal erst durch eine solche Annahme verständlich werden. Insbesondere dürfte dies die einander gegenüberstehenden Interpretierungen der JEFFREY'schen Schule und von THOMSON gelten, die auf vorgefaßten Meinungen über das relative geologische Alter und die relative Primitivität der Pinaceen und Araucariaceen zurückzuführen zu sein scheinen. Die seitdem durchgeführte genauere Untersuchung der ältesten Koniferen aus dem Karbon und Perm hat neue Erkenntnisse über die betreffenden Fragen gebracht. Bei ihnen sind nämlich morphologische Merkmale vereinigt, die in späteren Zeiten voneinander getrennt wurden und heutzutage verschiedenen Koniferenfamilien zukommen.



## Zur Phylogenie der Mikrosporen innerhalb der Coniferales und Taxales.

Die Art der Bildung der Mikrosporen, die Entwicklung des männlichen Gametophyten und die äußere Morphologie der fertigen Mikrosporen sind vom systematisch-phylogenetischen Gesichtspunkt aus Gegenstand der Diskussion gewesen.

Was zunächst die Bildung der Mikrosporen bei den *Coniferales* und *Taxales* betrifft, so hat SCHNARF (1933, p. 5) eine Zusammenstellung unserer Kenntnisse in bezug auf die Gymnospermen veröffentlicht. Wir wissen nach SCHNARF nicht sicher, in welcher Richtung sich das Merkmal der simultanen bzw. sukzedanen Teilungsart der Mikrosporenmutterzellen in der Phylogenie der Kormophyten gewandelt hat. Zur Klärung der Frage wären insbesondere genauere Kenntnisse der Gymnospermen wichtig. Manche der vorliegenden Angaben würde aber nach ihm eine Nachprüfung verlangen. Es fragt sich u. a., ob wirklich, wie es bisweilen den Anschein hat, Arten mit normalerweise nebeneinander vorkommenden simultanen und sukzedanen Teilungen existieren, oder ob statt dessen diese Teilungsmodi der Mikrosporenmutterzellen innerhalb des Individuums, der Art, der Gattung usw. einander ganz ausschließen. SCHNARF (1931, p. 4) neigt ganz allgemein zu der Ansicht, daß die simultane Zellteilung ursprünglicher ist als die sukzedane.

MÜHLDOFF (1941, p. 557), der die Vorgänge der Bildung und Auflösung der Wände bei den Pollentetraden zahlreicher angiospermer Pflanzen studiert hat, äußert sich bestimmter über das gegenseitige Verhältnis der sukzedanen zur simultanen Teilungsart. Nach ihm (p. 631) soll die simultane Tetradenteilung auf eine sukzedane zurückzuführen sein, bei der die Zellplatten infolge der rasch aufeinanderfolgenden Kernteilungen entweder ganz ausbleiben oder sich nur als Andeutungen bilden können. Er fährt folgendermaßen fort:

„Die Ablaufzeit der Tetradenteilung ist nämlich bei dem succedanen Typ bedeutend länger als beim simultanen, daher konnte in Versuchen ein succedaner Typ durch Abkürzung der Ablaufzeit (Wärmeeinwirkung) in einen simultanen verwandelt werden... Daher muß der succedane Typ, weil er der normale ist, auch als der primitivere und der simultane als der angepaßtere (fortgeschrittenere) aufgefaßt werden. Gegenteilige Behauptungen waren nur unter der unrichtigen Voraussetzung möglich, daß die simultane Tetradenteilung eine Furchung, also der einfachste Zellteilungstypus überhaupt ist. Große systematische Bedeutung ist aber der obigen Feststellung nicht beizumessen, da weder der succedane noch der simultane Typus auf bestimmte Pflanzengruppen beschränkt ist, ihre Aufteilung im Pflanzenreiche vielmehr nicht unbedeutenden unregelmäßigen Schwankungen unterworfen ist.“

Da die Art der Entstehung der Tetraden meist schwerer festzustellen ist als die Gruppierung der Mikrosporen, so bewertet MÜHLDOFF bei der Einreihung der Tetraden diese letztere Eigenschaft als erstrangiger und unterscheidet danach zwei Gruppen:

- a) Tetraden mit einer Lagerung der Mikrosporen im Viereckverband, und
- b) Tetraden mit einer Lagerung der Mikrosporen im Dreieckverband (oder Tetraëderverband).

Der Viereckverband ist nach MÜHLDOFF vor allem für die sukzedane Entstehung der Tetraden eigentümlich, erscheint aber ausnahmsweise auch bei der simultanen Entstehung infolge Anpassung an enge Raumverhältnisse. Der Dreieckverband entsteht dagegen ausschließlich durch simultane Teilung der Mutterzelle.

In Anbetracht der mangelhaften Erhaltung, die die meisten fossilen Pflanzenreste zeigen, ist es verständlich, daß auch die hier durchgeführte Untersuchung von Koniferenresten aus dem Paläozoikum nicht

zur Lösung der Frage von der relativen Primitivität der sukzedanen und simultanen Teilungsart der Mikrosporenmutterzellen bei den Gymnospermen beitragen kann. Es liegen nämlich bisher nur isolierte, inkohlte Pollenkörner dieser Koniferen und keine im Tetradenverband vor. Beobachtungen über den Entwicklungsverlauf sind überhaupt nicht möglich. Bei den Cordaiten sind die Mikrosporen im Dreieckverband gelagert (siehe FLORIN 1936 b, p. 636, Textabb. 3 und Taf. V, Abb. 4) und zeigen dreistrahlige Dehiscenzleisten am proximalen Pol, was auf eine simultane Teilung ihrer Mutterzelle hinweist. In dem von mir nachgewiesenen Fall ist die Tetrade im Schliff — es handelt sich um verkieseltes Material — so orientiert, daß drei Mikrosporen etwa in einer Ebene liegen, während die vierte in einer etwas tieferen Ebene zu finden ist. Auch bei der rezenten *Ginkgo biloba*, die einer sehr alten Gymnospermengruppe angehört, verläuft die Teilung der Mikrosporenmutterzellen simultan (vgl. SCHNARF loc. cit., p. 8).

Was die rezenten *Taxales* betrifft, so sind die Verhältnisse bei *Taxus* von nicht geringem Interesse. Nach DUPLER (1917, p. 117) verläuft die Teilung der Mikrosporenmutterzelle bei *T. canadensis* MARSH sukzedan:

„The first division results in two hemispherical cells, and this is followed by the second division, usually in the same plane, resulting in the bilateral tetrad of microspores, although the two planes of division may sometimes be at right angles to one another. Sometimes the second divisions are not simultaneous. Further divisions may also occur, resulting in the formation of more than 4 microspores from a single mother cell, as many as 6 having been found.“

Auch nach HAWKER (1930, p. 537, Textabb. 13—19) wird bei *Taxus* nach der heterotypischen Kernteilung eine deutliche Wand in der Mikrosporenmutterzelle angelegt, worauf die homöotypische Teilung in gleicher Weise vor sich geht. Die Angaben ROBERTSON's (1904, p. 137) über *Torreya californica* TORR. sind dagegen weniger eindeutig, da die zweite Teilung entweder vor oder nach der Bildung einer Wand zwischen den ersten beiden Tochterzellen stattfinden soll. Die fertigen Mikrosporen scheinen, nach den Abbildungen (Taf. 3) zu urteilen, sowohl im Viereck- als auch im Dreieckverband liegen zu können. ROBERTSON deutet im Gegensatz zu DUPLER die Fälle mit sechs jungen Mikrosporen als Doppeltetraden, d. h. als aus zwei aneinanderhaftenden Mutterzellen statt einer einzigen hervorgegangen.

Bei *Austrotaxus* und *Amentotaxus* ist die Bildung der Mikrosporen noch nicht untersucht worden.

Auch wenn somit der Stand unserer Kenntnis von der Bildung der Mikrosporen hier immer noch recht lückenhaft ist, so kann doch auf Grund der vorliegenden Angaben wenigstens festgestellt werden, daß die sukzedane Teilungsart innerhalb der *Taxales* vorkommt. Spätere Untersuchungen werden zeigen, inwieweit es sich um ein sie durchgehend auszeichnendes Merkmal handelt oder nicht.

Wie dem auch sei, es weichen die *Taxales* von den *Coniferales* ab, da die Bildung der Mikrosporen bei diesen, soweit bekannt, normal durch simultane Teilung der Mikrosporenmutterzelle stattfindet. Diesbezügliche Angaben liegen für Araucariaceen, Podocarpaceen, Pinaceen, Taxodiaceen und Cupressaceen vor (vgl. SCHNARF 1933, p. 8). Als einzige Ausnahme nennt SCHNARF die Taxodiacee *Taxodium distichum*, bei welcher eine Zellplatte quer durch die Zelle gebildet werden soll, bevor sich die Kerne zur homöotypischen Teilung anschicken. Diese Angabe bezieht sich auf eine Arbeit von COKER (1903, p. 6). Nach MATHEWS (1939, p. 15) handelt es sich um das temporäre Auftreten einer Zellplatte, das auch bei Arten von *Juniperus* und *Pinus* beobachtet worden ist.

Während also unter den Stachyospermen die *Taxales* eine deutliche Tendenz zur sukzedanen Teilung der Mikrosporenmutterzellen zeigen, ist für die *Cordaitales*, *Ginkgoales* und *Coniferales* die simultane Teilungsart charakteristisch. Ob aber die sukzedane Teilung primitiv und die simultane abgeleitet ist oder um-



gekehrt, kann in bezug auf die Gymnospermen zur Zeit nicht sicher entschieden werden. Es lassen sich Gründe für beide Auffassungen anführen.

Die Entwicklung des männlichen Gametophyten ist bisher mangels geeigneten Untersuchungsmaterials bei keiner fossilen Konifere oder Taxacee auch nur teilweise bekannt. Dagegen konnte ich in einer früheren Arbeit (FLORIN 1936 b, p. 624) unsere Kenntnis bei den Cordaiten in dieser Hinsicht sichern. Ich verweise hier auf die damals gegebene Darstellung und füge hinzu, daß unter den rezenten Formen die Mikrosporen der *Taxales* weit stärker reduziert als die der Araucariaceen sowie die mehrerer Podocarpaceen und Pinaceen erscheinen. Die Bildung von „Prothalliumzellen“ unterbleibt aber auch bei den Cephalotaxaceen, Taxodiaceen und Cupressaceen nebst der Podocarpaceengattung *Pherosphaera*. Als am weitesten abgeleitet werden innerhalb jedes Verwandtschaftskreises meist diejenigen Typen betrachtet, bei welchen die Zahl der primären Teilungen auf eine oder auf Null herabgesetzt ist [SCHNARF 1933, p. 29; vgl. die abweichende Auffassung SINNOTT's (1913, p. 64)].

Ohne Zweifel sind die fossilen Formen für die Frage nach der Phylogenie der äußeren morphologischen Merkmale der Mikrosporen unter den Koniferen von Bedeutung (vgl. FLORIN 1944 b). Seite 449—452 ist der jetzige Stand unserer Kenntnisse der Mikrosporen der oberkarbonischen und permischen Koniferen dargestellt. Bemerkenswert ist zunächst, daß die Cordaiten des Oberkarbons und die oberkarbonisch - unterpermischen Koniferengattungen *Lebachia* und *Ernestiodendron* Mikrosporen von ganz gleichem Aussehen besitzen. Die Mikrosporen sind bei ihnen durch einen in Polansicht ringförmigen, nur am distalen Pol unterbrochenen Luftsack, ferner eine relativ breite, seichte Keimfurche am distalen Pol und eine netzförmig verzweigte Stäbchenschicht in der Exoxine gekennzeichnet. Im oberen Perm hat man zwar unter den Koniferen den gleichen oder einen ähnlichen Typ in einem Fall wiedergefunden, aber hier überwiegen schon stark Mikrosporen mit zwei getrennten Luftsäcken. Dieser Typ ist offensichtlich abgeleitet und unterscheidet sich von dem älteren dadurch, daß der einst zusammenhängende Luftsack jetzt am proximalen Pol unterbrochen ist. Von der Trias an fehlen Mikrosporen von dem die Cordaiten und die ältesten bekannten Koniferen charakterisierenden Typ gänzlich, während solche mit zwei Luftsäcken heute noch den meisten Pinaceen und Podocarpaceen eigentümlich sind. Die Luftsäcke sind jedoch bei ihnen stärker rückgebildet als bei den oberpermischen Koniferen, wo nur eine kleinere Fläche am proximalen Pol freigelassen wurde (vgl. Textabb. 44 im Heft 6 mit den Abbildungen in der Arbeit von WODEHOUSE 1935, pp. 257, 259, 265, 280). Die Luftsäcke der betreffenden rezenten Koniferen scheinen auch durch ihre Richtung nach der Distalseite der Mikrospore hin stärker als bei den oberpermischen als Schutzorgan für die Keimfurche verwendet zu sein. Einzelne rezente Arten zeigen anomal einen einzigen zusammenhängenden Luftsack (vgl. FLORIN 1936 b, p. 638), obwohl eine große Fläche am proximalen Pol auch in diesen Fällen freigelassen ist. Das Vorhandensein von Luftsäcken ist demnach bei dem Koniferenpollen ein urtümliches Merkmal. Unter den Podocarpaceen kommt ein Mikrosporentyp mit normal drei Luftsäcken und kurzer Keimfurche vor (*Microcachrys*, *Pherosphaera* und *Podocarpus* Sect. *Dacrycarpus*), der gleichfalls aus dem primitiveren Typ mit einem einzigen Luftsack abzuleiten sein dürfte. Andererseits finden sich unter den rezenten Koniferen einige Gattungen, bei denen die Mikrosporen gar keine Luftsäcke besitzen. Bei ihnen ist die Exine meist dünner und die schwellbare Intine dicker geworden. Es gilt dies für *Saxegothaea* unter den Podocarpaceen, *Pseudotsuga*, *Larix* und *Tsuga* Sect. *Eutsuga* unter den Pinaceen sowie für die Araucariaceen, Cephalotaxaceen, Taxodiaceen und Cupressaceen. Wahr-

scheinlich handelt es sich hier um eine seit dem Oberkarbon fortlaufende Reduktion; wenigstens ist dies für die genannten Gattungen der Pinaceen und für *Saxegothaea* anzunehmen. Die Mikrosporen von *Tsuga* Sect. *Eutsuga* haben einen mehr oder weniger deutlich entwickelten, äquatorialen Saum, der als Rest eines anfänglich ringförmigen Luftsacks zu deuten ist (vgl. KIRCHHEIMER 1934, p. 174). Außerdem sind intermediäre Formen zwischen dem *Eutsuga*-Typ und Pinaceen-Mikrosporen mit zwei Luftsäcken im Tertiär nachgewiesen worden (WODEHOUSE loc. cit., p. 267).

Im Gegensatz zu SINNOTT (1913, p. 65), aber im Anschluß an THOMSON (1909, p. 29) betrachtet PILGER (1916, p. 15) die „Flügelung“ der Mikrosporen bei den Podocarpaceen als ein abgeleitetes Merkmal und führt als Stützen hierfür an, daß die Luftsäcke bei *Microcachrys* erst spät auftreten und in der Zahl eine bemerkenswerte Variabilität zeigen. Wie es sich wirklich hiermit verhält, ist jedoch nicht ganz klar. Nach LAWSON (1923 a, p. 178) haben nämlich die Mikrosporen von *Microcachrys* stets drei Luftsäcke, die, nach den Abbildungen zu urteilen, symmetrisch um die Keimfurche am distalen Pol angeordnet sind. Die von THOMSON gefundenen Schwankungen haben sich demnach nicht bestätigen lassen. Die Ausbildung von Mikrosporen mit zusammenhängendem Luftsack unter den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen sowie der Umstand, daß schon bei denen des oberen Perms dieser Luftsack rückgebildet und durch zwei kleinere Luftsäcke ersetzt ist, spricht zu Gunsten der Auffassung von SINNOTT. Man kann also meines Erachtens diese nicht einfach mit der PILGER'schen Bemerkung abfertigen, daß hier „die auch sonst in morphologischen Arbeiten vorhandene merkwürdige Neigung, einfache Strukturen ohne zureichenden Grund durchaus durch Reduktion zu erklären“, hervorträte. Eine immer stärkere Rückbildung der Luftsäcke der Mikrosporen unter den Pinaceen, von *Pinus* zu *Tsuga* Sect. *Eutsuga*, nimmt auch DUBOIS (1938, p. 126, und 1939, p. 408) als wahrscheinlich an (vgl. ferner POHL 1929, p. 65).

Die mit zwei Luftsäcken ausgerüsteten Mikrosporen haben gleich wie die der Cordaiten und der ältesten Koniferen eine distale Keimfurche, die im trockenen Zustand des Pollens von den Luftsäcken geschützt wird. Bei den Mikrosporen ohne Luftsäcke ist diese Keimfurche dagegen nur noch andeutungsweise vorhanden oder durch Verdickung der Exine ganz verschwunden. Nach WODEHOUSE (loc. cit., p. 253) ist anzunehmen, daß unter den Koniferen „the survival of the furrow was made possible only by the presence of the bladders“. Da aber andererseits eine distale Keimfurche auch an den Luftsäcke entbehrenden Mikrosporen der Pteridospermen (vgl. FLORIN 1937, p. 305), *Ginkgoales*, *Cycadales* und *Bennettitales* ausgebildet ist, hat es den Anschein, als ob diese beiden Merkmale der Mikrosporen bei den Gymnospermen unabhängig voneinander aufgetreten und vererbt worden wären.

Nach WODEHOUSE (loc. cit., p. 254) kann keine nähere Verwandtschaft zwischen den Podocarpaceen und Pinaceen angenommen werden, trotzdem innerhalb beider Familien Mikrosporen mit Luftsäcken für die Mehrzahl der Gattungen bezeichnend sind. Ich stimme dieser Ansicht zu. Für sie spricht der Umstand, daß die Luftsäcke bei den Podocarpaceen etwas anders ausgebildet und an Zahl variabler sind als bei den Pinaceen (WODEHOUSE loc. cit., p. 274). Ferner weichen die Podocarpaceen dadurch von den Pinaceen ab, daß bei ihren Mikrosporen mit zwei Luftsäcken die Keimfurche stets mit einem deutlich abgesetzten Saum versehen ist, dem „the ventral roots of the bladders“ anhaften (WODEHOUSE 1936, p. 73). Daß beide Familien jedoch von einer gemeinsamen, obwohl weit zurückliegenden Wurzel abstammen, kann wohl kaum mehr angezweifelt werden. Diese ist aber nicht, wie WODEHOUSE glaubt, unter den Pteridospermen, sondern im primitiven Koniferenkomplex des Paläozoikums zu suchen.

Im Gegensatz zu den *Coniferales* entbehren die *Taxales* gänzlich der Luftsäcke an den Mikrosporen. Unsere diesbezügliche Kenntnis basiert jedoch ausschließlich auf Beobachtungen an rezentem Material. Während die Mikrosporen der *Ginkgoales*, die gleichfalls, soweit bekannt, keine Luftsäcke haben [die abweichende Ansicht JEFFREY'S (1914, p. 327) ist also irrig; vgl. WODEHOUSE 1935, p. 240], eine deutliche Keimfurche am distalen Pol ausbilden, ist diese bei *Torreya* und *Amentotaxus* nur schwach vertreten und fehlt bei *Taxus* und *Austrotaxus* gänzlich. Wie auf Seite 452 schon erwähnt wurde, spricht POHL (1929, p. 65) in bezug auf *Taxus* (und gewissen Koniferen) von „trocken unregelmäßig geschrumpften Pollen ohne präformierte Austrittsstellen“ und hält diesen Typ für reduziert im Vergleich mit dem ursprünglicheren „trocken einfurchigen“ Pollen. Obwohl demnach anzunehmen ist, daß die Mikrosporen der *Taxales* von Formen abstammen, die durch die Ausbildung einer deutlichen Keimfurche gekennzeichnet waren, so dürften diese andererseits wie die Mikrosporen der Pteridospermen, *Cycadales*, *Bennettitales* und *Ginkgoales* stets der Luftsäcke entbehrt haben. Wahrscheinlich haben wir es hier wieder mit einem Merkmal zu tun, durch welches die *Taxales* durchgreifend von den *Coniferales* und *Cordaitales* unterschieden sind.

WODEHOUSE (1935, p. 250) hat seine Vorstellungen über die phylogenetische Entwicklung der Mikrosporen innerhalb der Gymnospermen in der Form eines Schemas dargestellt:

„The arrangement suggests that the form of pollen grain of the *Cycadofilicales* (d. h. der Pteridospermen) gave rise to that of the *Cordaitales*, by a partial suppression of the prothallial tissue and the development of a furrow. This form in turn gave rise to that of the *Bennettitales*, *Cycas*, and *Ginkgo*, through the further suppression of prothallial tissue. This form of the pollen grains was the starting point for all other forms, which achieved further development by the modification, elimination, or protection of the wide-open furrow, which owing to the suppression of prothallial tissue, had become useless. In the *Taxineae* and the *Taxodineae* and *Cupressineae* the germinal furrow was pinched up into a papilla and finally disappeared. In the *Araucarineae* it was floored over. In the *Abietineae* and *Podocarpaceae* it was provided with lateral bladders ...“

In einer früheren Arbeit (FLORIN 1936 b, p. 642) habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, daß dieses Schema zum Teil irreführend ist. Die Mikrosporen der Pteridospermen (vgl. FLORIN 1937, p. 331) haben gerade entgegen der Ansicht WODEHOUSE'S in mehreren Fällen (*Medullosae*) eine deutlich ausgebildete Keimfurche am distalen Pol, entbehren aber andererseits der Luftsackbildung. Umgekehrt besitzen die Mikrosporen der Cordaiten nur eine seichte Keimfurche, die von einem ringförmigen, den proximalen Pol überdeckenden Luftsack rings umgeben ist. Obwohl WODEHOUSE darin wohl recht hat, daß die Ausbildung einer Keimfurche einen bedeutsamen Schritt in der phylogenetischen Entwicklung der Mikrosporen in die Richtung der von den *Cycadales* und *Bennettitales* vertretenen Stufe darstellt, so wurde andererseits von ihm übersehen, daß diese Furche schon bei den Pteridospermen aufgetreten ist. Die distale Keimfurche stellt demnach kein zuerst nur von den Cordaiten erworbenes Merkmal dar. Auch wenn die Mikrosporen der Pteridospermen durch das Vorhandensein dieser Furche und durch die Mehrzelligkeit ihres Inhaltes an die der Cordaiten erinnern, weichen sie durch das Fehlen der Luftsackbildung so scharf von diesen ab, daß es zweifelhaft ist, ob irgend ein näherer phylogenetischer Zusammenhang bestanden hat. Sicher ist meines Erachtens, daß die Mikrosporen der Cordaiten phylogenetisch nichts mit denen der geologisch jüngeren *Ginkgoales*, *Cycadales*, *Bennettitales* und *Taxales* zu tun haben. Jene sprechen statt dessen durch ihre äußere Gestalt unzweifelhaft für eine ursprüngliche Verbindung der *Cordaitales* mit den *Coniferales*, insbesondere den Vorfahren der Pinaceen. Die Rückbildung der Luftsäcke der Mikrosporen geht hier teilweise mit einem anderen phylogenetischen Prozeß

parallel, nämlich mit der Abwandlung der weiblichen Blüte von einem primitiven Samenschuppenkomplex mit wohl entwickelten Samenschuppen bis zu der sog. Fruchtschuppe moderner Koniferen.

Von dem Typus der Cycadeen, Bennettiten und Ginkgophyten mit distaler Keimfurche, aber ohne Luftsäcke leitet nun WODEHOUSE die Mikrosporen sowohl der *Coniferales* als auch der *Taxales* ab, was nach obigen Ausführungen sicher ein Irrtum ist. Wie schon hervorgehoben wurde, sind die Mikrosporen der Pinaceen und allem Anschein nach auch die der Podocarpaceen auf eine primitive Form ähnlich der der Cordaiten und ältesten Koniferen zurückzuführen. Man kann sich natürlich fragen, wo und wann unter diesen Umständen die Bildung von Luftsäcken an den Mikrosporen der Cordaiten und Koniferen zuerst eingesetzt hat. (Daß es sich hierbei an und für sich um eine sekundäre Erscheinung während der sich fortentwickelnden Ausgestaltung der Exine handelt, versteht sich von selbst.) Eine bestimmte Antwort darauf kann aber wegen der mangelhaften fossilen Erhaltung nicht gegeben werden. Nur so viel ist klar, daß es sich um ein sehr altes Merkmal handelt, dessen erstes Auftreten unter den noch unbekannten Vorfahren der betreffenden Pflanzengruppen im (Oberdevon und) Unterkarbon zu suchen ist. Die *Taxales* und *Ginkgoales* scheinen diese phylogenetische Entwicklung nicht durchgemacht zu haben, obwohl ihre Mikrosporen wahrscheinlich von einem Typ mit deutlich distaler Keimfurche abstammen. Inwieweit die Mikrosporen der Araucariaceen, Cephalotaxaceen, Taxodiaceen und Cupressaceen sich ähnlich verhalten haben oder doch phylogenetisch eine Stufe mit Luftsackbildung durchlaufen sind, bleibt unentschieden. Es ist möglich, daß ein noch unbekannter Teil der urtümlichen Koniferen aus dem Paläozoikum der Luftsäcke an den Mikrosporen entbehrte, obwohl er sich in anderer Hinsicht ähnlich dem mit Mikrosporenluftsäcken versehenen entwickelt hat. Man würde dann damit zu rechnen haben, daß die Ausbildung von Luftsäcken an den Mikrosporen innerhalb der Cordaiten und Koniferen durch Parallelentwicklung zustandegekommen wäre, eine Annahme, die jedoch in Betracht der auffallenden Übereinstimmung in der äußeren Morphologie der Mikrosporen bei den paläozoischen Gattungen nicht sehr wahrscheinlich ist. Jedenfalls ist es ausgeschlossen, die mit Luftsäcken ausgerüsteten Mikrosporen bei der Mehrzahl der Pinaceen und auch der Podocarpaceen auf die Luftsäcke entbehrenden Mikrosporen bei einer Minderzahl von Arten innerhalb dieser Familien sowie bei den Araucariaceen, Cephalotaxaceen, Taxodiaceen und Cupressaceen phylogenetisch zurückzuführen (vgl. auch WODEHOUSE 1935, pp. 246, 253). Zu demselben Schluß leitet die Heranziehung der sonstigen Ausgestaltung der Exine bei den rezenten Gattungen. Die Ansicht WODEHOUSE's daß die Taxodiaceen und Cupressaceen sich unabhängig von den Pinaceen aus dem Stamm der Cordaiten entwickelt haben, läßt sich kaum verteidigen.

Die phylogenetischen Schlußfolgerungen, welche von WODEHOUSE unter Berücksichtigung der morphologischen Merkmale der Mikrosporen vorgelegt sind, sind auch in anderen Fällen anfechtbar. So betrachtet er zwar mit Recht die *Taxales* und die Podocarpaceen als systematisch weit voneinander getrennte Pflanzengruppen, nimmt aber andererseits an, daß jene besonders nahe mit den *Cordaitales* verwandt seien. Dagegen sprechen sowohl der Bau der Mikrosporen als auch andere Merkmale, z. B. die der weiblichen Reproduktionsorgane.

Aus der Beschaffenheit ihrer Mikrosporen ist ersichtlich, daß sowohl die Cordaiten als auch die paläozoischen Koniferen Windblütler waren. Die Funktion der Luftsäcke, insbesondere ihre Bedeutung für die Bestäubung, ist aber noch wenig aufgeklärt (vgl. außer den genannten Arbeiten von WODEHOUSE auch GOEBEL 1932, p. 1797, DOYLE & O'LEARY 1935, p. 187, und POHL 1937, p. 123).

## Zur Phylogenie der Laubblätter der Stachyospermen unter besonderer Berücksichtigung der Coniferales.

Über die Phylogenie der Koniferen-Laubblätter gehen die Ansichten der Botaniker und Paläobotaniker stark auseinander. Mehrere Autoren [JEFFREY 1902, TISON 1913, COULTER & CHAMBERLAIN 1917, A. ARBER 1918, SAHNI 1920 b, CHURCH 1920, E. A. N. ARBER 1921, SCOTT 1923, PILGER 1929, ZIMMERMANN 1930 und 1938 a, KRÄUSEL 1932, GOEBEL 1932, GORDON 1935 (wenigstens in bezug auf die *Araucariaceae*), DOAK 1935, CHAMBERLAIN 1935, EAMES 1936, SCHOUTE 1938 a und HALLE 1938—1940] bezeichnen nicht nur die Laubblätter der *Cordaitales* und *Ginkgoales*, sondern auch die der *Coniferales* und *Taxales* — diese vier Klassen sind von SAHNI (1920 b) unter dem Namen *Stachyospermae* zu einer Pflanzengruppe höherer Ordnung vereinigt worden — als ursprünglich makrophyll (und phyllosiphonisch im Sinne JEFFREY's), oder äußern sich über die Abstammung dieser Klassen in der Weise, daß daraus geschlossen werden darf, daß sie die Großblättrigkeit für primitiv halten; sie sehen also die einaderigen Nadeln mancher Koniferen und von *Taxus* als reduzierte Gebilde an. Andere dagegen betrachten die Laubblätter innerhalb der genannten Gruppen als ursprünglich mikrophyll [LIGNIER 1908—1909 (vgl. BEAUVERIE 1933), STILES 1912 (ausgenommen betreffs der *Araucariaceae*), GHOSE 1924 b, BARNARD 1926, ZIEGENSPECK 1929 (vielleicht mit Ausnahme von den *Ginkgoales* und wohl den *Cordaitales*), HIRMER 1937 b], während BENSON (1921) in diesem Zusammenhang den Ausdruck *meiophyll* eingeführt hat. Dazu kommt noch, daß die Bezeichnung „mikrophyll“ verschiedentlich angewendet worden ist. Ehe es versucht wird, die betreffenden Verhältnisse bei den *Coniferales* im Lichte der Befunde an den oberkarbonisch-unterpermischen Gattungen zu beurteilen, scheint es daher nötig, hier zunächst die Ausdrücke makrophyll, mikrophyll und meiophyll zu erläutern. Dies geschieht am besten im Zusammenhang mit einer Darstellung der wichtigsten bisher geäußerten Auffassungen über die Laubblätter bei den Gefäßpflanzen.

### Allgemeines über die Gefäßpflanzen.

Nach JEFFREY (1902, p. 139; vgl. 1917) lassen die anatomischen Verhältnisse der Gefäßpflanzen darauf schließen, daß ihre rezenten und fossilen Vertreter zwei große Stämme umfassen, die schon zur Zeit der ältesten Landpflanzen voneinander getrennt waren. Der eine Stamm (*Lycopsida*) war vom Anfang an mikrophyll; aus ihm sind die *Lycopodiales* und *Equisetales* entstanden. Charakteristisch für diesen ist ferner das Fehlen von Blattlücken in der Stele; er ist als *kladosphonisch* zu bezeichnen und zeigt ausschließlich Zweiglücken. Der andere Stamm (*Pteropsida*) besaß schon frühzeitig große Blätter und ist also makrophyll. Dementsprechend sind hier auch Blattlücken vorhanden; dieser Stamm ist mit anderem Worte *phyllosiphonisch*. Aus ihm sind die *Filicales*, Gymnospermen und Angiospermen hervorgegangen.

Von JEFFREY wurde demnach sehr großes Gewicht auf das Fehlen bzw. Vorhandensein von Blattlücken in der Stele gelegt. Seine Auffassung hat jedoch spätere Autoren zur Kritik aufgefordert. So wurde Widerspruch schon von BOWER (1904) und TANSLEY (1907—1908) erhoben. Nach BOWER nimmt ein großes Blatt, nur weil es groß ist, ein Stück aus der Stammstele mit, was demnach bei den *Lycopodiales* nicht geschieht. TANSLEY nahm an, daß die Blätter dieser Klasse umgebildete Zweige, die der *Filicales* dagegen metamorphosierte Zweigsysteme darstellten (vgl. BOWER 1884 und H. POTONIÉ 1912). Er schrieb (1908, pp. 31—32):

„With regard to the anatomical distinction, there seems to be no escape from the view that the anatomical relation of leaf-trace and stele must depend first upon the actual size of the leaf-trace in relation to the stele, and secondly upon the

construction of the stele itself. The departure of the small leaf-traces from the stele of a *Lycopod* or a *Sphenophyllum* leave no gaps in the stele, whether the xylem of the latter is solid or medullated; in the latter case because they are too small to affect the whole breadth of the xylem ring... The whole question resolves itself into the actual size-relations of leaf-trace and stele in any given form, as modified by the ancestrally determined construction of the stele itself."

Nach BROWNE (1909, p. 102) soll das Vorhandensein von Blattlücken hauptsächlich nur insofern von Bedeutung sein, als es die Annahme der ursprünglichen Makrophyllie einer gewissen Gruppe bestätigt. Das Fehlen von Blattlücken in protostelischen Formen beweise nicht, daß diese mikrophyll sind, da Blattlücken in einer soliden Stele nicht auftreten können. BROWNE meint auf Grund fossiler Funde, daß, auch wenn die *Sphenophyllales* (und wahrscheinlich die *Psilotales*) nebst den *Equisetales* niemals Blattlücken besessen haben, sie jedoch im Gegensatz zu den *Lycopodiales* anfänglich ziemlich große, zusammengesetzte Blätter trugen.

Ferner hat POSTHUMUS (1924, pp. 151, 275) Einwände gegen die Einteilung der Gefäßpflanzen in *Lycopside* und *Pteropsida* gemacht, indem er sowohl auf die beträchtlichen Unterschiede in den Reproduktionsorganen zwischen den *Filicales* und den Samenpflanzen hinweist, als auch nachzuweisen versucht, daß die Blattlücken in der Stele bei den Samenpflanzen (einschließlich der *Pteridospermae*) in ihrer Natur wesentlich von denen der *Filicales* abweichen. GHOSE (1924 b, p. 92) denkt sich die Möglichkeit, daß die Ausbildung von Blattlücken sogar innerhalb der Samenpflanzen, und zwar in bezug auf die Pteridospermen und die *Cordaitales* als Ergebnis einer Parallelentwicklung zu deuten wäre.

BOWER ist später in einer Arbeit vom Jahre 1930 (vgl. BOWER 1935, p. 329) zu der Frage von der phylogenetischen Bedeutung der Blattlücken zurückgekehrt. Er führt (p. 71, Note) an:

"Professor JEFFREY's anatomical distinction is open to very significant exceptions. Many adult Ferns of primitive type, and many sporelings of living Ferns have no foliar gaps. The existence of this structural feature appears to depend not upon phyletic origin, but upon the establishment of a certain size-relation of the leaf to the axis that bears it, which works out as a disturbance of the axial structure by departure of the trace. This relation is absent in the most primitive Ferns, though it is established as a rule in relatively advanced types. Similarly it is absent in the sporelings of Leptosporangiate Ferns, but is established as the sporeling forms successively larger leaves, and as consequently the disturbance caused by the departure of their traces becomes proportionately greater. It is, in fact, a phenomenon of size and proportion rather than an inherent racial character. Naturally, if this is so, foliar gaps might be expected to appear in megaphyllous rather than in microphyllous types, though not inherently characteristic of either."

Nach BARTHELMESS (1935, p. 246 u. ff.; vgl. POSTHUMUS 1924) sollen die Unterbrechungen im Bündelzylinder bei den Koniferen in der Tat primäre Markstrahlen darstellen, die mit den echten Blattlücken der Farne nicht das mindeste zu tun haben. Unter einer echten Blattlücke verstehe man allgemein einen parenchymatischen Gewebestreifen, welcher in vertikaler Richtung über der Abgangsstelle einer Blattspur auf meist nicht sehr weite longitudinale Erstreckung hin eine primär geschlossene rohrförmige Stele durchbricht. Sie wird als charakteristischer Bestandteil einer Dictyostele angesehen, indem die Dictyostele eine von Blattlücken durchbrochene Siphonostele darstellt. Bei den Koniferen liegen aber die Verhältnisse anders, wo es nur während der Ontogenese der Stele Blattlücken gibt. Die nicht zum Aufbau der Leitbündel verwendeten Partien des Meristemrings, die auch die ehemaligen Blattlücken enthalten, werden nach BARTHELMESS später zu gleichmäßigem Interfaskikularparenchym differenziert, für welches allgemein die Bezeichnung „primärer Markstrahl“ eingeführt ist. „Primärer Markstrahl und Blattlücke sind somit zwei ganz verschiedene Dinge: ersterer trennt die Sympodien der Eustele und verläuft diesen konform in einer steilen Schraubenlinie, ununterbrochen von der Spitze bis zur Region des sekundären Dickenwachstums. Die Blattlücken dagegen sind lokale parenchymatische Durchbrechungen des Stelenzylinders“ (BARTHELMESS loc. cit., p. 251).



KAPLAN (1937, p. 254) glaubt, daß die Meinung von BARTHELMESS insofern richtig ist, als sie besagt, daß bei den Samenpflanzen das Prokambium der Blattspurverlängerungen erheblich an Bedeutung für den Stelenaufbau gewinnt, während das übrige „stammeigene“ Prokambium zum größten Teil parenchymatisch wird. Daß hingegen hier nur Markstrahlen ausgebildet wären, konnte KAPLAN nicht bestätigen. Bei einigen Gymnospermen wurden nämlich echte Blattlücken beobachtet. Ein großer Teil des die Sammelbündelstränge trennenden Parenchyms wird nach ihm von den Blattlücken gebildet, und nur die Ausweitung und teilweise Verschmelzung dieser Parenchymmassen wird durch Markstrahlparenchym verursacht. Die seitlichen Verbindungen der Blattspuren können, meint KAPLAN, als Teile des „stammeigenen“ Stelärgewebes angesehen werden, eine Auffassung, durch welche der diesbezügliche schroffe, von POSTHUMUS und BARTHELMESS herausgestellte Gegensatz zwischen den Samenpflanzen und den Farnen gemildert wird. Wenn die Trennung der Sammelbündelstränge nur durch Markstrahlen stattfindet, könnte es sich nach KAPLAN um das Reduktionsprodukt der Form mit großen Blättern und „ausgeweiteten“ Blattlücken handeln. Durch die Kleinblättrigkeit wäre die Blattlücke zunächst unvollständig geworden (*Araucaria Bidwillii*), schließlich verschwunden, und ihre ehemalige „Ausweitung“ wäre als Markstrahl erhalten geblieben. KAPLAN hält also, wie BOWER, einen Zusammenhang zwischen Blattgröße und Achsenbau für wahrscheinlich.

Die Behauptung JEFFREY's, daß die mikrophyllen Pteridophyten nur Zweiglücken, die Farne und Samenpflanzen dagegen außerdem stets Blattlücken bilden, stellt endlich auch nach SCHOUTE (1938 b, p. 76) eine zu weite Verallgemeinerung dar (vgl. OGURA 1938, p. 70).

Hieraus kann man schließen, daß dem Vorhandensein bzw. dem Fehlen von Blattlücken in der Stele eine nicht allzu große Bedeutung bei der phylogenetischen Interpretierung der Blattmorphologie innerhalb der Gefäßpflanzen beizumessen ist. Es hat, namentlich auf Grund der Darstellung BOWER's, den Anschein, als ob die Ausbildung von Blattlücken eine gewissermaßen sekundäre Erscheinung wäre, welche nicht nur von der Größe des Blattes, sondern auch von dem Bau der Stele abhinge. Auch wenn der Gegensatz zwischen der Mehrzahl der makrophyllen Pteridophyten und den Samenpflanzen in dieser Beziehung nicht so schroff ist, wie POSTHUMUS und BARTHELMESS glauben, so zeugen doch auch KAPLAN's Ergebnisse dafür, daß die anatomischen Verhältnisse bei diesen Gruppen nicht direkt miteinander vergleichbar sind. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, daß hierbei parallele phyletische Entwicklung im Spiele gewesen ist, und daß also die nach JEFFREY makrophyllen und phyllosiphonischen *Pteropsida* eine auch vom Gesichtspunkt der Blattphylogenie aus heterogene, in verschiedene Stämme zu zerlegende Gruppe darstellt (vgl. BROWNE 1935, p. 436). Die von zahlreichen Autoren behauptete Makrophyllie der Koniferen kann etwas anderer Natur sein als die der Farne und die der besonders großblättrigen Gymnospermen vom Typus der Pteridospermen, Cycadeen und Bennettiteen. Andererseits ist es möglich, daß Makrophyllie und Mikrophyllie keine so fundamental verschiedenen Erscheinungen sind, wie aus der Darstellung JEFFREY's hervorgeht.

Auch nach LIGNIER (1903, p. 96; 1908, p. 43; vgl. 1916, p. 18), dessen Auffassung größte Beachtung gefunden hat, sollen die Laubblätter der Gefäßpflanzen ausgeprägt diphyletisch sein. Er teilte diese Pflanzen in Phylloideen und Phyllineen ein. Zu jenen rechnete er die *Lycopodiales* (und *Psilotales*), deren einfache, stets einaderige Laubblätter als aus lamellosen Haaren (Emergenzen) entstanden gedacht wurden (vgl. BROWNE 1909, p. 101, BOWER 1917, p. 664, BROWNE 1935, p. 444, und BOWER 1935, p. 554, in bezug auf die *Psilotales*), zu den Phyllineen die Pteridophyten, Pteridospermen, Gymnospermen und Angiospermen. Für die Phyllineen wäre im Gegensatz zu den *Lycopodiales* der Besitz wirklicher, aus gegabelten Kauloiden (primitiven Achsen) durch Kladodification gebildeten Blätter charakteristisch (vgl.

H. POTONIE 1912, p. 95), womit bei den *Filicales* das andauernde apikale Wachstum, die häufig dichotome Aderung und die manchmal vorkommende Zerteilung der Spreite dieser Blätter zusammenhängen.

Die Phyllineen haben sich nach LIGNIER in verschiedenen Richtungen entwickelt. In einer von diesen dominiert das Blatt über die dasselbe tragende Achse: Makrophyllineen, mit den *Primoſilices*, *Filicales*, *Pteridospermae*, *Bennettitales* und *Cycadales*. In einer zweiten Richtung hat die Achse die Oberhand gewonnen und verzweigt sich reichlicher, während das Blatt an Größe relativ zurücktritt. Hier unterscheidet LIGNIER einerseits die Mikrophyllineen mit den Cordaiten, den Ginkgoaceen, den Koniferen (einschließlich der *Taxales*) und vielleicht den *Gnetales*, welche zum Teil eine extreme Blattreduktion aufweisen, andererseits die die Angiospermen umfassenden Mesophyllineen, die eine relativ weniger starke Blattreduktion zeigen und dadurch eine zwischen den Mikrophyllineen und Makrophyllineen vermittelnde Stellung einnehmen. Als besondere Gruppe vielleicht makrophyllen Ursprungs werden schließlich die *Articulatae* (*Equisetales* und *Sphenophyllales*) bezeichnet.

Nach LIGNIER wären somit die Laubblätter der *Lycopodiales* in ihrem Ursprung von denen aller übrigen Gefäßpflanzen fundamental verschieden. Dabei stimmt er im großen ganzen der Auffassung JEFFREY's zu, weicht aber von ihr in bezug auf die *Articulatae* ab. Der Aufstellung der Gruppen Makrophyllineen, Mesophyllineen und Mikrophyllineen liegen vor allem relative Größenverhältnisse zwischen Blatt und Achsensystem zugrunde.

Ferner sollen hier ein paar Arbeiten von BENSON und GHOSE erwähnt werden, in denen Ansichten über die Blattphylogenie der Gefäßpflanzen dargestellt sind, die zum Teil sowohl von denen JEFFREY's als auch von derjenigen LIGNIER's abweichen.

BENSON (1921, p. 82 u. ff.) nennt die primitiven, einnervigen Blätter der *Lycopodiales* Haplophyllie und betrachtet diese im Gegensatz zu LIGNIER als die äußersten, abgeflachten Verzweigungen einer Achse. Die Blätter der *Articulatae* hatten nach ihr vom Anfang an wahrscheinlich etwa denselben Charakter. Da aber bei ihnen eine bestimmte Tendenz zu wiederholter Gabelung der Adern und in manchen Fällen eine fächerförmige Zerteilung der Spreite vorhanden sind, werden primitive Blätter von diesem Typ mit einer besonderen Bezeichnung, Meiophylle, belegt. Für die großen, aus stark komplizierten Achsensystemen hervorgegangenen Blätter der Farne endlich hat BENSON den Ausdruck Meriphylle gewählt, da das Makrophyll anderer Autoren auch das Meiophyll einschließt. BENSON (loc. cit., p. 86) betrachtet die Laubblätter der Stachyospermen [Cordaiten, Ginkgophyten und Koniferen (einschließlich der *Taxales*)] als zum meiophyllen Typ gehörig:

„The Stachyosperms are not members of the same series as the Ferns, nor of the Pteridosperms, Cycadophyta nor Angiosperms. They are Meiophylls and not Meriphylls... They probably have some kinship in the remote past with the Cryptogamic Meiophylls and their resemblances to Cycads in their seed must be due either to the seed having originated before the distinctive types of foliage leaf were differentiated or possibly are due to homoplasy.“

BENSON glaubt also im Gegensatz zu JEFFREY nicht an eine gemeinsame makrophylle Herkunft der Stachyospermen, Pteridospermen, *Cycadales* und *Bennettitales*. Was die Gymnospermen überhaupt betrifft, so entsprechen ihre Meiophylle den Mikrophyllineen LIGNIER's. Die vermutete Verwandtschaft der meiophyllen, phyllosiphonischen Stachyospermen mit den zwar auch meiophyllen, aber kladosphonischen *Articulatae* erscheint aber sehr unwahrscheinlich. Weit näher liegt die Annahme einer parallelen phyletischen Entwicklung aus getrennten Ausgangsgruppen.

Nach GHOSE (1924 b, p. 92 u. ff.) wäre es nicht nötig anzunehmen, daß das mikrophylle Blatt eines primitiven Stammes stets einaderig und unansehnlich geblieben wäre. Vielmehr könnte dasselbe sich im Laufe



der Phylogenie bisweilen zu einem größeren, mehraderigen Blatt entwickelt haben (vgl. TANSLEY 1907/1908, p. 33, BOWER 1917, p. 700, KRÄUSEL 1932, p. 9, BOWER 1935, p. 553, und SCHOUTE 1938 a, p. 31). GHOSE glaubt, daß dies innerhalb der *Sphenophyllales* eingetroffen ist. Die wiederholte Gabelung der Adern wäre demnach in gewissen Verwandtschaftskreisen durch progressive Entwicklung aus dem einaderigen Zustand hervorgegangen. Von diesem Gesichtspunkt aus teilt GHOSE die Gefäßpflanzen in *Meriphyllae* (im BENSONschen Sinne) und *Leptophyllae* ein, welche letztere die Gruppen *Haplophyllae* und *Meiophyllae* bei BENSON umfassen. Die *Leptophyllae* würden diejenigen Gefäßpflanzen einschließen, in welchen das Blatt ursprünglich durch Abflachen eines einzelnen Zweiges letzter Ordnung entstanden wäre, während die Blätter der *Meriphyllae* von vornherein metamorphosierte Zweigsysteme darstellten.

Innerhalb der *Leptophyllae* unterscheidet GHOSE dann zunächst die *Verticillatae* und die *Spiralae* je nach der Anordnung der Blätter sowie innerhalb der *Spiralae* die *Atrypastelae* und die *Trypastelae* je nach dem Fehlen bzw. dem Vorhandensein von Blattlücken in der Stele. Die Stachyospermen würden zu den trypastelen *Spiralae* gehören. Die Auffassung GHOSE's enthält u. a. die Annahme einer gemeinsamen Herkunft der *Lycopsida* im Sinne von JEFFREY mit den Stachyospermen, deren Berechtigung aus allgemeinen Gründen stark zu bezweifeln ist. Von Interesse ist immerhin, daß auch GHOSE im Zusammenhang mit der Erörterung der Blattphylogenie die Stachyospermen als einen besonderen Stamm von den meriphyllen Pteridospermen, *Cycadales* und *Bennettitales* abgetrennt hat (vgl. SAHNI 1920 b, p. 299, und CHAMBERLAIN 1935, p. 439).

Es ist meines Erachtens kaum von der Hand zu weisen, daß alle diese „Systeme“ der Gefäßpflanzen mehr oder weniger künstlich sind. Dies gilt also nicht nur von der besonders groben Einteilung durch JEFFREY in mikrophylle *Lycopsida* und makrophylle *Pteropsida*, sondern auch zum Teil in bezug auf die Auffassungen von LIGNIER, BENSON, GHOSE u. a. Man kann sich fragen, ob nicht der Mikrophyllie und der Makrophyllie eine zu große allgemein phyletische Bedeutung beigemessen worden ist, und ob es nicht angebracht wäre, sich darauf zu beschränken, die Entstehung der Klein- bzw. der Großblättrigkeit ausschließlich innerhalb des einzelnen engeren Verwandtschaftskreises zu betrachten. Es scheint nämlich einerseits wahrscheinlich, daß die Blattbildung ähnlich in verschiedenen Stämmen vor sich gegangen ist, ohne daß diese phylogenetisch zusammengehören. Andererseits können die in verwandten Gruppen oder sogar an ein und derselben Pflanze entwickelten Blatt-Typen so stark voneinander abweichen, daß es schwierig ist, den einen aus dem anderen abzuleiten oder den gleichen Ursprung für beide anzunehmen. Beispiele dieses Verhaltens bieten u. a. die Cordaiten — mit ihren großen, mehraderigen Laubblättern und ihren kleinen, bald je einmal gegabelten, bald einfachen und einaderigen Schuppenblättern in den Infloreszenzen — sowie die *Bennettitales*, wo die großen, zusammengesetzten Laubblätter gegen die einfachen Interseminalschuppen der Blüten kontrastieren. Hier kommen also Groß- und Kleinblättrigkeit zusammen vor. Es widerstrebt mir, in diesen und anderen derartigen Fällen eine wesentlich verschiedene Entstehungsweise der Blätter anzunehmen. Dagegen liegt die Vermutung nahe, daß sie aus ungleich großen und verschieden stark komplizierten, lateralen primitiven Achsensystemen hervorgegangen sein können. Wenn also von Makrophyllie bei z. B. den *Cordaitales* und *Bennettitales* gesprochen wird, muß man sich vergegenwärtigen, daß dies ausschließlich die Laubblätter oder in bezug auf die letztere Klasse auch für die Mikrosporophylle gilt.

Namentlich im Zusammenhang mit den erfolgreichen Untersuchungen der Paläobotaniker über die ältesten Landpflanzen aus dem Devon und Silur hat im Verlaufe der letzten Jahrzehnte die Theorie LIGNIER's Anlaß zu vielen Diskussionen gegeben. Außer der vermuteten phyletischen Entwicklung der größeren, kompliziert gebauten Blätter verschiedener Verwandtschaftskreise aus radiären lateralen Achsensystemen von blattlosen primitiven Landpflanzen ist dabei besonders die Phylogenie der Lycopsiden-Blätter von verschie-

denen Gesichtspunkten aus erörtert worden. Für das „Lyco-Blatt“ wurde dabei allgemein die Bezeichnung Mikrophyll statt der LIGNIER'schen „Phylloid“ verwendet. (Der letztgenannte Ausdruck hat bei ZIMMERMANN nichts mit dem gleichen bei LIGNIER zu tun, sondern ist von jenem Autor für die letzten vegetativen Auszweigungen eines primitiven Pflanzenkörpers, die sterilen Telome, eingeführt worden.) Die Bezeichnungen makrophyll (ausgenommen in bezug auf die *Articulatae*), mesophyll und mikrophyll im Sinne von LIGNIER entsprechen dem Ausdruck makrophyll bei JEFFREY. Während außer der Bezeichnung Mikrophyllie auch die der Makrophyllie allgemein verwendet wird, haben sich die Benennungen Mesophyllie (LIGNIER), Haplophyllie (BENSON), Meiophyllie (BENSON), Meriphyllie (BENSON und GHOSE) und Leptophyllie (GHOSE) nicht einbürgern können.

In der Diskussion über die Makrophyllie und Mikrophyllie (im üblichen Sinne der Worte) vom morphologisch-phylogenetischen Gesichtspunkt aus haben sich außer LIGNIER viele Forscher beteiligt: BOWER (1904, 1917 und 1935), TANSLEY (1907—1908), BROWNE (1909 und 1935), COMPTON (1911), H. POTONIÉ (1912), HALLE (1916, 1936 und 1938—1940), A. ARBER (1918), SAHNI (1920 b), KIDSTON & LANG (1921), BENSON (1921), E. A. N. ARBER (1921), SCOTT (1923), GHOSE (1924 b), BARNARD (1926), HIRMER (1927 u. 1937 b), ZIMMERMANN (1930, 1938 a und 1939), LANG (1931), KRÄUSEL (1932 und 1936), LANG & COOKSON (1935), EAMES (1936), HÖEG (1937 und 1942), SCHOUTE (1938 a), TROLL (1937 und 1938—1939) u. a. Es ist hier nicht nötig, die Ansichten aller anzuführen. Ich werde mich begnügen, die mehr oder weniger stark voneinander abweichenden Darstellungen von BOWER, ZIMMERMANN und TROLL kurz zu erörtern, und zwar im Anschluß an ihre neuesten Arbeiten, in welchen der betreffende Fragenkomplex eingehend behandelt worden ist. Diese sind repräsentativ für die drei wichtigsten Anschauungen, welche zur Zeit einander gegenüberstehen.

Unter den Pteridophyten unterscheidet BOWER (1935 p. 294) zwischen den mikrophyllen *Psilophytales* (bisweilen blattlos), *Psilotales*, *Sphenophyllales*, *Equisetales* und *Lycopodiales* einerseits, und den makrophyllen *Filicales* andererseits. Die Blätter der Pteridophyten sollen diphyletisch sein. Was die Entstehung der Farnblätter betrifft, so stimmt er im wesentlichen der Auffassung ZIMMERMANN's bei (s. unten). In bezug auf die Natur der Mikrophylle gehen dagegen die Meinungen dieser Autoren auseinander. Die Mikrophylle haben nach BOWER einen von dem der Makrophylle fundamental verschiedenen Ursprung und eine besondere phylogenetische Entwicklungsgeschichte. Primitive Mikrophylle besitzen die zu den *Psilophytales* gehörenden altdevonischen Gattungen *Asteroxylon*, *Psilophyton* und *Drepanophycus*. Bei *Psilophyton* ist gar keine Bündelversorgung der Mikrophylle vorhanden; bei *Asteroxylon* nähern sich einsträngige Blattspuren ihren Basen, ohne aber die Achse zu verlassen; bei *Drepanophycus* endlich sind die Mikrophylle von je einem zentralen Leitbündel durchzogen. Diese Fälle werden von BOWER als Zeichen einer progressiven Entwicklung der Mikrophylle aus Emergenzen (Enationen) gedeutet. Im Gegensatz zu den Makrophyllen, die durch distale Gabelung eines Achsensystems entstehen, treten die Mikrophylle sekundär als laterale Neubildungen an der Achsenoberfläche auf. Durch die folgende Umbildung des Mikrophylls zu einem abgeflachten, assimilierenden Blattorgan mit Mesophyll, Spaltöffnungsapparaten und Leitbündeln wird die ursprüngliche Differenz gegenüber dem Makrophyll allmählich verkleinert und ist schließlich in extremen Fällen kaum noch sichtbar (Mikrophylle von *Lycopodium*, Makrophylle von *Azolla*). Die Gabelung der Blätter von *Horneophyton*, *Asterocalamites*, *Protolpidodendron* und *Sphenophyllum* sowie die Bildung von Blattspreiten bei der letztgenannten Gattung durch seitliche Verwachsung von Blattsegmenten werden von BOWER als Resultate einer progressiven Entwicklung von Emergenzen angesehen. Charakteristisch für die Mikrophylle im Gegensatz zu den Makrophyllen ist die einfache Aderung. Die Blattspur bleibt stets einsträngig. In der Regel

wird das Blatt von nur einem Bündel durchzogen, obwohl dieses sich bisweilen mehr oder weniger vollständig in zwei Stränge (Beispiel *Sigillariopsis*) und bei den *Sphenophyllales* sich wiederholt gabelig teilt.

Der makrophyll belaubte Pteridophyten- (und Pteridospermen-) Sproß („Pterosproß“) ist nach ZIMMERMANN (1938 a, p. 577 u. ff.) phylogenetisch durch Aggregation, d. h. Verkürzen oder Ausfallen von Mesomen (was zur Anhäufung von Telomen und Telomständen führt), Übergipfelung von Telomen und Mesomen, seitliche Verwachsung (Syngenie) von Telomen und Mesomen sowie endlich Reduktion von Organen und Organteilen entstanden. Während bei der für Sproß und Blatt gemeinsamen Ausgangsform die Seitentriebe nach allen Richtungen, also radiär absteigen, zeichnet sich das typische Blatt gegenüber dem Sproß dadurch aus, daß die übergipfelten Auszweigungen in einer Ebene liegen.

Was dann die mikrophyll belaubten Pteridophyten-Sprosse (den „Lycosproß“ der *Lycopodiales* und den „Sphenosproß“ der Articulaten) betrifft, so gibt es nach ZIMMERMANN (loc. cit., p. 586) ausschließlich drei Möglichkeiten, wie diese phylogenetisch entstanden sein könnten, und zwar entsprechend (1) der Syngenie-Hypothese (Verwachsungshypothese), (2) der Reduktions-Hypothese und (3) der Epigenie-Hypothese. Die ersten beiden stehen durch die als gemeinsam anzunehmende „makrophyll“ Ausgangsform in der Gestalt eines Gabelsprosses einander nahe und haben in der Phylogenie mehr oder weniger ineinandergegriffen. Zum Unterschied von der Syngenie-Hypothese, nach der das einzelne Blatt phylogenetisch eine der letzten verbreiterten Auszweigungen eines derartigen Gabelsprosses darstellt, ist nach der Reduktions-Hypothese jedes einzelne einaderige Blatt ein Homologon des ganzen makrophyllen oder Gabelblattes. Zur Epigenie-Hypothese, die der Auffassung BOWER's entspricht, stehen beide im scharfen Gegensatz, da nach ihr die Blätter als Emergenzen (Enationen) an einer zunächst ungegliederten Achse auftreten und sich erst sekundär durch Ausbildung einer Blattader an das Leitbündelsystem der Achse angeschlossen haben sollen. ZIMMERMANN hält es im Gegensatz zu BOWER für wahrscheinlich, daß die Lycosprosse nach der Syngenie-Hypothese entstanden sind. Dafür spräche das Vorherrschen makrophyller Formen (d. h. von Gabelsprossen) bei den ältesten Vertretern der Lycopsiden und Articulaten — während solche später verschwinden oder doch nur auf besondere Seitenzweige am Pteridophytenstamm beschränkt bleiben —, ferner die Eigenart des Stelenbaues gerade bei den ältesten mikrophyllen Formen, wie *Asteroxylon* und *Drepanophycus* usw. Für mikrophyll beblätterte Sprosse wäre im Einklang mit der Syngenie-Hypothese charakteristisch, daß die Abzweigungen der Stelen, die zunächst nur wenig tiefer lagen als die Abzweigungen der betreffenden Organe, in den Hauptachsen basalwärts verlagert werden. Die gegenständige Blattstellung bei den Articulaten deutet er als durch Aggregation aus einer schraubigen entstanden.

Zu Gunsten der dritten oder Epigenie-Hypothese kennt dieser Autor dagegen kein einziges phylogenetisches Argument. Es wird bisweilen angeführt, daß auch in der Ontogenie die mikrophyllen Blätter epigenetisch an einem einheitlichen Vegetationspunkt entstehen. Da diese aber hierin allen Seitenorganen ähneln, müßte man, meint ZIMMERMANN, annehmen, daß daneben sowohl die makrophyllen Blätter als auch die Seitenzweige epigenetisch entstanden wären. Das Auftreten der Baragwanathien (*Lycopodiales*) schon im Ober-silur kompliziert zwar die Frage von der Ableitung ihrer mikrophyllen Sprosse nach der Syngenie-Hypothese, da ihre phylogenetische Entstehung darnach in eine fossil nicht belegte Vergangenheit zurückverlegt werden muß. Tatsächlich lassen sie sich aber nach ZIMMERMANN (1939, p. 469) noch leichter als die Sprosse der meisten bärlappähnlichen Pflanzen in der ältesten Landflora auf Gabelsprosse zurückführen, da ihre Blätter lang und nadelförmig sowie mit einer „Stele“ versehen sind und also typische Telome darstellen.

ZIMMERMANN ist somit zu der Überzeugung gekommen, daß makrophyll, d. h. mehraderige oder sogar zerteilte Blätter tragende Sprosse niemals auf mikrophyll beblätterte im BOWER'schen Sinne zurückzuführen

sind, sondern daß in bezug auf beide Kategorien Telomsysteme, obwohl von verschiedener Größe und Komplikation, den Ausgangspunkt gebildet haben.

Schließlich sei noch auf die Auffassung von TROLL (1937 und 1938—1939) eingegangen, der die auf den paläobotanischen Ergebnissen fußenden Anschauungen mehrfach kritisiert hat. TROLL (1937, p. 175 u. ff.) steht auf dem Standpunkt der WOLF-BRAUN'schen Theorie, daß Sproßachse und Blatt (nebst Wurzel) wesentlich verschiedene Teile des pflanzlichen Organismus, also Grundorgane darstellen, die weder auseinander noch aus einer gemeinsamen Ausgangsform abgeleitet werden können. Die einzelnen Formenkreise der Pteridophyten weichen nach ihm in ihren typischen Gestaltungsverhältnissen so sehr voneinander ab, daß sie als ebensovielen Grundformen der Organisation unterschieden werden können, die sich weder untereinander noch mit dem Typus der Spermatophyten in Beziehung bringen lassen. TROLL spricht von Lycopsiden, Articulaten und Pteropsiden, beschränkt aber letztere Bezeichnung im Gegensatz zur Mehrzahl der oben erwähnten Autoren, aber meines Erachtens mit Recht, auf die farnartigen Gewächse im Hinblick auf die tiefgreifenden Verschiedenheiten zwischen diesen und den Samenpflanzen. Die durch gabelige Wuchsformen charakterisierten Lycopsiden (einschließlich der Psilophyten und *Psilotales*) haben mikrophylle, die eine seitliche Form der Verzweigung aufweisenden Pteropsiden makrophylle Beblätterung. Zu der Annahme einer Entstehung von Blättern aus modifizierten Achsensystemen würde von dem Gesichtspunkte TROLL's keinerlei Berechtigung vorliegen. Der Articulatentypus schließlich hätte gar nichts mit dem Lycopsidentypus zu tun, sondern könnte eher mit den Pteropsiden in Beziehung gebracht werden. Nach TROLL hat uns die Paläobotanik bisher eine überzeugende Auskunft darüber versagt, in welcher Weise die Grundformen der Pteridophyten phylogenetisch in Erscheinung getreten sind. Er glaubt demnach nicht an die *Psilophytales* als deren gemeinsame Ahnen, wogegen u. a. das Auftreten schon in silurischen Schichten von dem *Baragwanathia*-Typ, der sowohl höher organisiert als auch geologisch älter ist als die Gruppe der Psilophyten, sprechen soll. Diese Beweisführung kann den Paläobotaniker kaum überzeugen, da die älteste Landvegetation doch wesentlich aus Psilophyten bestand und die in der Devonformation enthaltenen bereits eine lange geologische Geschichte hinter sich gehabt haben müssen.

Dagegen stimmt TROLL (1938—1939, p. 958 u. ff.) ZIMMERMANN darin bei, daß den Makro- und Mikrophyllen kein ungleicher morphologischer Wert zugeschrieben werden kann. Es handelt sich nach ihm vielmehr um einen verschiedenen Grad äußerer und innerer Gliederung. Entwicklungsgeschichtlich wären die Lycopsidenblätter dieselben seitlichen Organe des Achsenkörpers wie die Farnblätter (vgl. die oben kurz angedeutete Argumentation ZIMMERMANN's). TROLL (loc. cit., p. 1495) macht darauf aufmerksam, daß Blätter von ähnlich geringen Ausmaßen und ähnlicher Gestalt wie bei durch isotome Blattverzweigung gekennzeichneten fossilen Articulaten und *Sphenophyllales* auch bei den Farnen vorkommen, wo sie besonders an den Keimpflanzen, daneben aber auch ausnahmsweise an der erwachsenen Pflanze vorkommen. Dieser Umstand würde darauf deuten, daß auch die Farnblätter, sofern sie eine nur geringe Entwicklungshöhe erreichen, Gestaltungen annehmen können, die bei den Lycopsiden und Articulaten weit verbreitet sind.

Besonders deutlich sollen nach TROLL die Beziehungen zwischen groß- und kleinblättrigen Formen bei den Samenpflanzen hervortreten. Trotz dem großen Unterschiede in der Blattgestaltung zwischen Cycadeen und *Welwitschia* einerseits und Cupressaceen und *Ephedra* andererseits bestätigt seiner Ansicht nach das Vorhandensein von Mittelformen, daß eine scharfe Trennung zwischen Makro- und Mikrophyllie nicht möglich ist. Dazu kommt noch das Auftreten in gewissen Verwandtschaftskreisen von „mikrophyllen“ Pflanzen neben solchen mit höher gegliederten Blattoorganen.

Gegen die von LIGNIER u. a. vertretene Kladodificationstheorie hat TROLL (1938—1939, p. 959 u. ff.) gleichfalls Einwände gemacht. Sie soll über keine brauchbaren Anhaltspunkte, weder in der rezenten noch in der fossilen Pflanzenwelt verfügen. Auf seine diesbezügliche Diskussion einzugehen, liegt von meinem Gesichtspunkt aus kein Grund vor. Ich verweise auf die entsprechenden Arbeiten ZIMMERMANN's. Nur so viel sei bemerkt, daß weder die Rundblätter der Monokotylen noch die bei anderen rezenten Angiospermen auftretenden, in mehreren Ebenen verzweigten Laubblätter, welche von TROLL in diesem Zusammenhang herangezogen worden sind, meines Erachtens irgendwelche besondere Bedeutung für die Frage von der Interpretierung der als Ausgangsformen der Makrophyllie gedeuteten, radiären lateralen Triebssysteme primitiver Pteridophyten besitzen können. Man begegnet hier wie öfters in den sonst so vortrefflichen Arbeiten TROLL's der merkwürdigen Neigung, die Bauverhältnisse bei primitiven, schon seit ungeheuren Zeiträumen ausgestorbenen Gefäßpflanzen im Lichte der Organisation hochstehender moderner Angiospermen beurteilen zu wollen.

Die angestellten Erwägungen der verschiedenen Autoren über die Blattphylogenie innerhalb der Gefäßpflanzen hat mich zu der schon oben angedeuteten Auffassung geführt, daß der Makrophyllie und Mikrophyllie keine große phylogenetische Bedeutung beizumessen und daß also die Annahme eines diphyletischen Ursprungs der betreffenden Blattgebilde nicht berechtigt ist. Für diese Stellungnahme sprechen außer anderen Gründen die regelmäßigen und übereinstimmenden Stellungsverhältnisse, welche die Makrophyllie und Mikrophyllie häufig aufweisen (vgl. SCHOUTE 1938 a, p. 35), sowie daß Größe und Gliederung der Blätter auch innerhalb enger Verwandtschaftskreise sehr wechseln können. Es ist wohl wahrscheinlich, daß beide Kategorien von Blattgebilden aus anfänglich radiären, gabelig geteilten Triebssystemen hervorgegangen sind, welche letztere aber von vornherein in Größe und Komplikation verschieden gewesen sind sowie sich in der phylogenetischen Weiterentwicklung manchmal sehr ungleich verhalten haben. Die Makrophyllie können allem Anschein nach in der von ZIMMERMANN näher angegebenen Weise als aus größeren derartigen Telomständen, die Mikrophyllie dagegen als durch Syngenie bzw. Reduktion aus kleineren und wenig differenzierten Gabelsystemen entstanden aufgefaßt werden. Jene wurden dann innerhalb gewisser Verwandtschaftskreise unter gleichzeitiger Verwachsung von Telomen und Mesomen oder auch ohne solche mehr oder weniger stark reduziert, so daß sie nunmehr mikrophyll-ähnlich, d. h. einfach und einaderig erscheinen. Dagegen dürfte bei den Mikrophyllen keine progressive Entwicklung und Gliederung stattgefunden haben. Das Vorhandensein bzw. Fehlen von Blattlücken dürfte mit den Größenverhältnissen der Blattorgane und dem Stelenbau zusammenhängen; ihre Ausbildung bei kleinblättrigen Formen deutet die phylogenetische Abstammung der Blätter bei diesen aus relativ großen Telomsystemen an. Demnach ist die Mikrophyllie bei der Mehrzahl der Koniferen anderer Natur als die der *Lycopodiales*, auch wenn die Blattorgane in beiden Fällen aus primitiven Gabelsystemen hervorgegangen sind. Endlich gibt es in Übereinstimmung mit den Vorstellungen LIGNIER's offenbar auch verschiedene Abstufungen der Makrophyllie, obwohl eine scharfe Trennung derselben meist schwierig ist. Ich erinnere daran, daß mehrere Autoren sicher mit Recht die phyllosiphonischen Stachyospermen (*Cordaitales*, *Ginkgoales*, *Coniferales* und *Taxales*) von den gleichfalls phyllosiphonischen, aber allgemein mit größeren und komplizierteren Blättern versehenen Gymnospermenklassen *Pteridospermae* (*Cycadofilicales*), *Cycadales* und *Bennettitales* als einen besonderen Stamm mit selbständiger Abstammung auf-

gefaßt haben. Wie in bezug auf den Vergleich zwischen Mikrophyllie und Makrophyllie handelt es sich hier hauptsächlich um verschiedene Grade von äußerer und innerer Gliederung der Blattgebilde.

Es sei erwähnt, daß HIRMER (1941, p. 67), der früher wie auch andere Morphologen an den diphyletischen Ursprung der Laubblätter der Gefäßpflanzen geglaubt hat, kürzlich unter dem Eindruck der neuesten Befunde der Blattmorphologie bei devonischen Articulaten und permokarbonischen Koniferen die Frage gestellt hat, ob nicht nunmehr zweckmäßigerweise die Begriffe Mikro- und Makrophyllie fallen zu lassen wären. Damit hat auch er sich im wesentlichen den Ansichten ZIMMERMANN's angeschlossen.

Wir wollen jetzt die gewonnenen allgemeinen Vorstellungen über den Ablauf der Blattphylogenie innerhalb der Gefäßpflanzen auf die stets phyllosiphonischen Stachyospermen und insbesondere die Koniferen verwerthen. Für die Stachyospermen im allgemeinen ist im Gegensatz zu den Pteridospermen, *Cycadales* und *Bennettitales* bezeichnend, daß die Laubblätter gegenüber dem stark verzweigten und meist kräftig entwickelten Achsensystem an Größe und Komplikation stark zurücktreten. Wenn die Laubblätter mehr als eine Ader enthalten, läßt sich jedoch die Aderung auch bei den Stachyospermen aus der Dichotomie erklären. Daß es sich dabei um einen ausgeprägt primitiven Zug handelt, braucht nicht besonders betont zu werden.

### Ginkgoales.

Unter den rezenten Stachyospermen nimmt *Ginkgo biloba* durch die deutlich gestielten, fächerförmig verbreiterten sowie manchmal isotom gabelig (akrogen) verzweigten Laubblätter anscheinend eine Sonderstellung ein. Die fächerförmige Spreite wird von zahlreichen, getrenntläufigen, jederseits der Medianlinie sich mehrfach und meist isotom gabelnden Adern durchzogen, welche die reich verzweigte Fortsetzung von zwei im Stiel vorhandenen Bündelsträngen darstellt (vgl. FLORIN 1936 a II, p. 3). Die Spreite bleibt bisweilen einheitlich. Meist entsteht aber vor der primären Gabelung der Blattspur früher oder später eine mediane Einbuchtung im Distalrand. Außerdem können auch mehr oder weniger tiefe Gabelungen in den beiden Spreitenhälften stattfinden, so daß das Blatt lappig wird. Die primäre Blattspur gabelt sich schon in der Sproßachse (vgl. BARTHELMESS 1935, p. 249).

Werden jedoch auch die fossilen Vertreter der *Ginkgoales* berücksichtigt, so ergibt sich, daß innerhalb dieser Klasse nicht nur gestielte, mit fächerförmiger Spreite und doppelter Blattspur versehene Laubblätter, sondern daneben auch solche mit nach dem Grunde allmählich verschmälerter, keilförmiger, mit einfacher Blattspur ausgerüsteter Spreite vorhanden gewesen sind (FLORIN loc. cit., p. 8). Die Blattfläche kann bei ihnen ein- bis zweimal isotom gegabelt sein. Besonders starke Gabelung findet sich innerhalb der Gattung *Baiera*, deren gestielte Blattspreiten zahlreiche Einschnitte zwischen den Adern aufweisen und dadurch in schmale, fast lineale Lappen zerteilt sind.

Vom Gesichtspunkt der Telomtheorie aus sind die *Ginkgoales*-Blätter aus mehr oder weniger komplexen sterilen Telomsystemen (Phylloïdständen) hervorgegangen, die in der Phylogenie frühzeitig von cruciater zu flabellater Dichotomie übergegangen sind. Die anfänglich freien Telome sind später zu einem zunächst zerteilten und schließlich zusammenhängenden Flächenblatt verwachsen. In der Ausgestaltung des Blattes hat außerdem Aggregation oder Mesomreduktion besonders bei den gestielten Formen eine nicht geringe Rolle gespielt. Ausdrücke dafür stellen bei *Ginkgo* die Gabelung der primären Blattspur schon in der Sproßachse und die schnell wiederholten Adergabelungen am Grunde der Spreite dar. Ich habe schon früher (FLORIN



loc. cit., p. 28) hervorgehoben, daß die doppelte Blattspur einen Fortschritt gegenüber der einfachen bedeutet, d. h. daß die Verschiebung der ersten Gabelung nach rückwärts in die Achse als abgeleitete höhere Stufe gewertet werden muß.

### Cordaitales.

Ein noch deutlicheres Beispiel der Blattbildung durch Aggregation in Verbindung mit seitlicher Verwachsung stellen die mehr oder weniger bandförmigen Laubblätter der *Cordaitales* dar. Infolge Anhäufung der Aderverzweigungen an der Blattbasis erscheint die Spreite paralleladerig. Die Adern verzweigen sich auch in diesem Fall isotom-gabelig. In bezug auf die Ausbildung der Blattspur zeigen die hierhergehörigen Gattungen *Mesoxylon* und *Poroxylon* Ähnlichkeit mit *Ginkgo* insofern, als die erste Gabelung schon einige Internodien unterhalb des Austritts aus der Stele beginnt. Im Gegensatz zu ihrem Verhalten bei *Ginkgo* werden aber die doppelten Blattspuren der Cordaiten während des Verlaufs durch die Rinde weiter gegabelt, so daß stets mehrere (in der Regel 8) Bündel in die Blattbasis austreten. Abweichend verhält sich einerseits die Gattung *Mesoxyloopsis*, bei der die Blattspur sich erst in der Rinde gabelt; die Gabelungen wiederholen sich aber auch bei ihr, so daß das Blatt mehrere Bündel an seiner Basis empfängt. Andererseits besteht die Blattspur von *Metacordaites* schon im Sekundärholz aus fünf Strängen. Bei ihr hat also eine weitere Verschiebung der Gabelungen rückwärts in die Achse stattgefunden. *Mesoxyloopsis* zeigt offenbar ein ursprünglicheres und *Metacordaites* das am stärksten abgeleitete Verhalten der Blattspur bei den Cordaiten, während *Mesoxylon* und *Poroxylon* eine intermediäre Stellung einnehmen.

Wie in bezug auf die *Ginkgoales* sind bei den Cordaiten diejenigen lateralen, radiär verzweigten Telomstände, auf welche die Laubblätter phylogenetisch zurückgehen, frühzeitig zur Verzweigung in einer Ebene, d. h. zur flabellaten Dichotomie übergegangen. Es gibt aber bei den Cordaiten auch Blattgebilde, bei denen die ursprüngliche cruciate Gabelung beibehalten wurde. Von den relativ großen Laubblättern weichen die kleinen, sterilen Schuppen der weiblichen Blüten in ihrem Aussehen stark ab. Obwohl auch sie offensichtlich metamorphosierte Telomsysteme darstellen, handelt es sich hier von vornherein um weit kleinere und weniger komplizierte Gebilde. Wenn diese Schuppenblätter mit den Makrosporophyllen vom *Cordaianthus pseudo-fluitans*-Typ verglichen werden, erscheint es zwar wahrscheinlich, daß sie anfänglich ein mehrfach cruciat gegabeltes Telomsystem gebildet haben. Eine Reduktion hat aber nach laubiger Verbreiterung der Mesome und Telome eingesetzt, so daß beim *Cordaianthus Zeilleri*-Typ, wo die betreffenden Verhältnisse näher studiert werden konnten, zunächst nur zwei distale, einander gegenübergestellte, freie Gabelzipfel übriggeblieben sind, bis diese ebenfalls ausgelöscht wurden. Als Endresultat der Reduktion entsteht also die einfache einaderige Schuppe. Im Gegensatz zu den Laubblättern haben die Schuppenblätter in ihrer Phylogenie niemals weder flabellate Dichotomie noch seitliches Verwachsen von Telomen oder Mesomen gezeigt. Auch wenn man von der alten Metamorphosenlehre ausgeht, können sie demnach nicht einfach als gehemmte Laubblätter angesehen werden, wie die Schuppen an der Basis der Kurztriebe von *Ginkgo*. Es liegt statt dessen ein deutliches Beispiel der phylogenetischen Abwandlung steriler Telomstände (Phylloidstände) sogar innerhalb ein und derselben Pflanze in so verschiedenen Richtungen vor, daß man von dem gleichzeitigen Vorhandensein von „Makro-“ und „Mikrophyllen“ sprechen könnte. Dabei stehen die Mikrophylle an Achsen höherer, die Makrophylle an solchen niederer Ordnung.

### Coniferales und Taxales.

Wie am Anfang dieses Kapitels erwähnt wurde, gehen die Meinungen der Autoren betreffs der Phylogenie der Laubblätter bei den *Coniferales* stark auseinander. Dies hängt nicht zum wenigsten damit zu-

sammen, daß man sich über die Frage von der Abstammung der Klasse nicht einigen konnte. COMPTON (1911, p. 103) hielt die schmale, einaderige Blattform für wahrscheinlich primitiver als die breitere, mehraderige, welche gewissen Araucariaceen und der Sekt. *Nageia* von *Podocarpus* eigen ist, da jene schon im Paläozoikum aufträte und eine auffallende Konstanz innerhalb großer Gruppen aufwiese. Das Vorherrschen der Nadelform brachte er damit in Zusammenhang, daß das Leitbündelsystem der Blätter niemals seitlich verzweigt ist. Derselben Auffassung ist STILES (1912, p. 492 u. ff.), besonders in bezug auf die Podocarpaceen. Die Entstehung einaderiger Blätter bei den Koniferen aus größeren, mehraderigen durch Reduktion scheint ihm deshalb unwahrscheinlich, weil die Blätter innerhalb großer Gruppen so einheitlich gestaltet sind. Andererseits gibt er zu, daß gewisse *Araucaria*-Blätter phylogenetisch durch Reduktion aus breiteren, paralleladerigen entstanden zu sein scheinen. BARNARD (1926, p. 125) betrachtet die Koniferen gleichfalls als ursprünglich mikrophyll, und ZIEGENSPECK (1929, p. 322) leitet ihre Nadeln vom *Lycopodium*-Typ ab. Die Blätter der Araucariaceen sollen nach dem letztgenannten Autor durch Umbildung der Nadelform zur Schuppe und Verbreiterung derselben in Verbindung mit Vermehrung der Adern entstanden sein.

Die meisten Autoren sehen dagegen die Koniferen als ursprünglich makrophyll an und leiten somit die schmalen, einaderigen Blätter aus der breiteren, mehraderigen Form ab. Dies gilt u. a. von TISON (1913, p. 37), der die Persistenz der Dichotomie in der Aderung der Blattorgane bei den Koniferen betont hat (vgl. BUGNON 1925, p. 1090 u. ff.), ferner von A. ARBER (1918, p. 472), die die Koniferennadeln als Phylloiden, d. h. als durch Reduktion entstandene Mikrophylle deutet. Nach BENSON (1921, p. 85) gehören die Koniferen-Laubblätter demselben Typus wie die der Cordaiten und *Ginkgoales* an. PILGER (1929, p. 99) hält die Nadeln und Schuppenblätter der Koniferen für reduzierte Makrophylle und findet es dementsprechend unwahrscheinlich, daß die mehraderigen Blätter von *Araucaria*, *Agathis* und *Podocarpus* Sekt. *Nageia* Fortbildungen aus dem mikrophyllen Typus darstellen sollen. Besonders wenn man bedenkt, daß die mehr oder weniger parallel verlaufenden Blattnerven sich häufig gabeln, ohne daß Quernerven vorhanden sind, was ganz dem Verhalten von *Ginkgo* entspricht, müßte man zu dieser Auffassung kommen. PILGER erinnert außerdem an die häufige Ausbildung von Übergangsformen zwischen Laubblättern und Schuppenblättern nebst extrem reduzierten Schuppenblättern und an die Tatsache, daß Laub- und Schuppenblätter in ihrer Verteilung auf dem Achsensystem scharf getrennt sein können. Sie gingen alle auf den makrophyllen Typ zurück. GOEBEL (1932, p. 1545 u. ff.) endlich hat gleichfalls die Blattmorphologie bei den Koniferen von dem Gesichtspunkt aus dargestellt, daß die „Mikrophylle“ als Reduktionserscheinung aufzufassen wäre. An den Anfang der Reihe stellt er die mehraderigen, breiten Laubblätter, wie die von *Agathis*, und an das Ende die einaderigen, welche nadel- oder schuppenförmig sind (vgl. auch TROLL 1938—1939, p. 1064 u. ff.).

Wie im Kapitel über die Morphologie der Laubblätter der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen (S. 377) schon angedeutet wurde, hat ihre Untersuchung dazu beigetragen, neue Erkenntnisse über die Frage von der Phylogenie der Koniferenblätter zu bringen (vgl. HIRMER 1941, p. 109). Wenn auch die ihrer systematischen Stellung nach noch unsicheren Gattungen *Buriadia* und *Carpentieria* berücksichtigt werden, können unter den paläozoischen Koniferen (einschließlich der oberpermischen) folgende Laubblatt-Typen unterschieden werden:

1. Laubblätter distalwärts je ein- bis meist mehrmals isotom gegabelt, in einer Ebene ausgebreitet, mit keilförmiger Basalregion; die in diese eintretende einfache Ader gabelt sich ein- bis mehrmals isotom, und zwar in der mittleren Querzone des Blattes (*Buriadia*).



2. Laubblätter je einmal isotom gegabelt, von einer einmal isotom gegabelten Ader durchzogen; beide Gabelungen etwa gleichzeitig in der Mittelzone des Blattes stattfindend; Basalpartie und Gabelzipfel schmal, nicht abgeflacht (*Carpentieria*).

3. Laubblätter mehr oder weniger weit distalwärts je einmal isotom gegabelt, in der basalen und mittleren Region laubig verbreitert; die in die Blattbasis eintretende einfache Ader gabelt sich einmal isotom dicht vor der Spreitengabelung (*Gomphostrobus*-Blätter bei *Lebachia*, *Walchia*, *Paleotaxites* und *Lecrosia*).

4. Laubblätter unverzweigt mit einfacher, sich nicht gabelnder Ader (Laubblätter an Seitenzweigen letzter und bisweilen auch vorletzter Ordnung bei *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia*, *Paleotaxites* und *Lecrosia* sowie sämtliche bisher bekannten Laubblätter bei *Paranocladus*, *Walkomiella*, *Pseudovoltzia* und *Ullmannia*).

Typus 1 zeigt ausgeprägt flabellate Dichotomie, während bei Typus 3 der Umstand, daß die Gabelzipfel wenigstens in gewissen Fällen je eine abgeflachte Innenseite einander zuwenden und gerundete oder gekielte Außenseiten besitzen, auf cruciate Gabelung zurückzuführen sein dürfte. Wenn man, wie es berechtigt erscheint, annimmt, daß beide Typen phylogenetisch auf radiär verzweigte Telomsysteme (Phylloidstände) zurückgehen, so ergibt sich, daß bei Typus 1 die Telome und Mesome schon frühzeitig während des Ablaufs der phylogenetischen Entwicklung in einer Ebene gelagert wurden, während bei Typus 3 keine ausgeprägte Umwandlung stattgefunden hat. Bei Typus 1 sind ferner laubige Verbreiterung und seitliche Verwachsung der Telome und Mesome eingetreten. Typus 3 weist zwar auch Abflachung des einzigen Mesoms und in weit geringerem Grade der beiden Telome auf, eine seitliche Verwachsung war aber ausgeschlossen. Typus 2 schließt sich dem letztgenannten nahe an, obwohl bei ihm auch die laubige Verbreiterung der Glieder fehlt. Die Laubblätter vom Typus 4 endlich lassen sich phylogenetisch direkt aus dem dritten Typus ableiten. Sie sind durch Ausbleiben der Spreitenverzweigung noch stärker reduziert und entsprechen den einfachen, einaderigen, nadel- und schuppenförmigen Blattformen bei den Koniferen im allgemeinen. Wir können also feststellen, daß die Laubblätter vom Typus 1 im wesentlichen der für die großen Cordaiten-Laubblätter bezeichnenden Abwandlungsrichtung gefolgt sind — mit Ausfallen der Aggregation —, während die der Typen 3 und 4 ähnlich der für die Schuppenblätter der weiblichen Cordaitenblüten aufgezeigten Weise Reduktionserscheinungen veranschaulichen.

Unter den bisher bekannten Koniferen oder koniferenähnlichen Formen aus dem Paläozoikum weist nur die Gattung *Buriadia* flabellate Dichotomie auf. Im Mesozoikum treten dann aber Gattungen auf, deren Blätter zwar ganzrandig, also nicht verzweigt sind, aber wie die von *Buriadia* mehr oder weniger breitflächig und mit mehreren, durch wiederholte, vorzugsweise am Blattgrunde stattgefundene Gabelung entstandenen, getrenntläufigen Adern versehen sind.

Bemerkenswert ist, daß der als relativ primitiv zu bezeichnende Blatt-Typus 3 fast nur dem Paläozoikum angehört. Unter den ältesten bekannten Koniferen tritt er außer an vegetativen Achsen auch in den weiblichen Blütenständen auf, indem die Tragblätter der Blüten von *Lebachia*, *Walchia* und *Ernestiodendron* ihm angehören. Die einzigen, an Koniferen auftretenden, typisch isotom-gabeligen Blattgebilde, die aus dem Mesozoikum bekannt sind, stellen die Tragblätter der weiblichen Zapfen von *Voltziopsis* dar. Es ist von Interesse, daß diese urtümliche Blattgestaltung sich am längsten in der weiblichen Region erhalten hat. Sonst sind die Tragblätter der weiblichen Blüten bei fossilen Koniferen entweder unverzweigt und einaderig — der am häufigsten vorkommende Fall — oder auch unverzweigt und mehraderig, wie bei *Cycadocarpidium*, *Takliostrobus*, *Cunninghamiostrobus* und *Araucaria*.

Die stets unverzweigten<sup>1)</sup> Laubblätter der rezenten Koniferen verteilen sich auf folgende Typen:

- a) breite, mehraderige Laubblätter mit gabeliger Blattspur und manchmal isotomer Gabelung der Adern auch am Blattgrunde (*Araucaria* zum Teil, *Agathis* und *Podocarpus* Sect. *Nageia*);
- b) schmalere einaderige Laubblätter mit gabeliger Blattspur (*Araucaria* Sect. *Eutacta* zum Teil, zusammen mit Blättern vom Typ a vorkommend);
- c) mehr oder weniger schmale, häufig nadelförmige oder sogar schuppenförmige Laubblätter mit unverzweigter Blattspur (der am häufigsten vorkommende Fall).
- d) schmale, nadelförmige Laubblätter mit einmal sekundär „gegabeltem“ Leitbündel in der Blattspur und in der Blattader (*Abies*, *Pinus* Untergatt. *Diploxylon*).

Im Gegensatz zu *Ginkgo*, aber mit den Cordaiten übereinstimmend setzen bei den mehraderigen Koniferenblättern die beiden ersten Gabeläste der Blattspur schon innerhalb der Sproßrinde ihre Verzweigung fort, weshalb mehrere Stränge in das Blatt austreten. Sie gabeln sich dort erneut (*Agathis*, *Araucaria* zum Teil und *Podocarpus* Sect. *Nageia*) oder bleiben unverzweigt (*Araucaria* zum Teil). Bei *Araucaria excelsa* zeigen die Laubblätter noch auffallendere Reduktionserscheinungen. TROLL (1938—1939, p. 1066) führt darüber an:

„Die Blätter sind an der Hauptachse und den Seitenachsen erster, zweiter und höherer Ordnung nicht nur der Größe nach, sondern auch darin verschieden, daß die Zahl der Leitbündel in ihnen von etwa fünf auf eins herabsinkt. Während nämlich in den Blättern der Hauptachse und der stärkeren Seitenachsen noch Gabelungen sich vollziehen, unterbleiben diese an den schwächeren Blättern der Auszweigungen höheren Grades. Die ungeraden Bündelzahlen... erklären sich daraus, daß die Blätter asymmetrisch sind und die Nerven in der geförderten Hälfte in der Gabelung jenen der geminderten Seite voraus sind.“

Das Verhalten der *Araucaria*-Arten zeigt nach der Auffassung GOEBEL's (1932, p. 1545) das Zustandekommen der Mikrophyllie als Reduktionserscheinung. Wenn man auch die mehraderigen, isotom-gabeligen Blätter von *Buriadia* (Textabb. 17a) berücksichtigt, so bilden diese zusammen mit denen von *Agathis*, der Mehrzahl der breitblättrigen *Araucaria*-Arten und *A. excelsa* (vgl. TROLL 1938—1939, p. 1066, Textabb. 848 I—II) eine Reihe, aus welcher die Art der phylogenetischen Rückbildung frühzeitig in einer Ebene ausgebreiteter Laubblätter ersichtlich ist. Die Spreitengabelung wurde gehemmt, worauf zunächst Aggregation und dann Reduktion in dem Grade eingesetzt haben, daß das Endergebnis ein schmales, einaderiges Blatt geworden ist. Ihren Ursprung verrät aber die gegabelte Blattspur.

Die Anhänger der Theorie vom makrophyllen Ursprung der Laubblätter bei den Koniferen dürften sich bisher vorgestellt haben, daß die bei den meisten Koniferen festgelegte „Mikrophyllie“ phylogenetisch in dieser Weise zustande gekommen wäre. Wie die Mehrzahl der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen zeigen, ist das aber kaum der Fall gewesen. Bei den erwachsenen „Walchien“ (im weiteren Sinne) sowie bei *Paleotaxites* und *Lecrosia* treten zwei Blattformen auf, nämlich größere Gabelblätter an Hauptachse und Seitenästen (wenigstens zum Teil) und kleinere einfachspitzige Blätter vor allem an den Seitenzweigen letzter Ordnung. Rückschlüsse von der Folgeform zu Gabelblättern findet man an Gallensprossen und bisweilen auch normal an weibliche Zapfen tragenden Seitenachsen zweiter Ordnung (Beispiel: *Lebachia piniformis*). Die betreffenden Gabelblätter weichen, abgesehen von der isotom-gabeligen Spitze, wenig von den unterständigen Laubblättern ab, gehen aber distalwärts in die längeren und breiteren, gleichfalls isotom-gabeligen Tragblätter des Zapfens über. Ihren reduzierten Charakter haben die Folgeblätter vor allem durch das gänzliche Verschwinden der Spreiten- und Adergabelung erhalten.

<sup>1)</sup> Dabei wird von den bei gewissen *Abies*-Arten auftretenden, gekerbten oder gabelspitzigen Jugend- und adulten Schattennadeln abgesehen, die offensichtlich nichts mit dem paläozoischen *Gomphostrobus*-Typ zu tun haben.

Diese Reihe dürfte auch eine phylogenetische sein. Die einfachen, einaderigen Laubblätter gehen hier allem Anschein nach, wie in bezug auf die Schuppenblätter in den weiblichen Cordaitenblüten, auf cruciat gegabelte Telomsysteme oder Phylloidstände zurück, was für die breiten, mehraderigen Blätter von *Agathis*, *Araucaria* und *Podocarpus* Sect. *Nageia* gleichfalls anzunehmen ist. Die phylogenetische Weiterentwicklung schließt aber bei jenen keinen definitiven Übergang von der cruciaten zur flabellaten Dichotomie und keine seitliche Verwachsung von Telomen mit darauf folgender Aggregation (Mesomreduktion) ein. Im Zusammenhang mit der laubigen Verbreiterung des einzigen, zuletzt rückgebliebenen Mesoms ist die Gabelung des Telomstandes schließlich völlig unterdrückt worden. Das einfache, einaderige Blatt scheint also hier eine andere Geschichte als die für Seitenachsen höherer Ordnung bei *Araucaria excelsa* charakteristische zu haben, obwohl der Ausgangspunkt in beiden Fällen ähnlich gewesen sein dürfte. Die Konstanz des einaderigen Blattes innerhalb großer Koniferengruppen macht es wahrscheinlich, daß dasselbe in der angegebenen Weise durch direkte Reduktion aus einem nicht sehr komplizierten, cruciat gegabelten Telomstand entstanden ist. Das gleichförmige Ergebnis eines derartigen Reduktionsvorganges ist leicht verständlich, während man wohl die phylogenetische Ableitung der einaderigen und mit einfacher Blattspur versehenen Blätter über den von den Araucarien vertretenen Stufen das Vorhandensein intermediärer Formen in verschiedenen Verwandtschaftskreisen voraussetzen würde. Sie fehlen aber bekanntlich außerhalb der Gattung *Araucaria* gänzlich.

Es gibt aber doch eine Möglichkeit, die Bildung der einaderigen, nadelförmigen Laubblätter der Koniferen phylogenetisch durch die Annahme einer Reduktion aus mehraderigen und in einer Ebene ausgebreiteten Blattgebilden zu erklären. Bei *Buriadia* (Textabb. 17 der Textbeilage zu S. 386) gehen an den Seitenzweigen letzter Ordnung die breitflächigen und mehraderigen Laubblätter in schmalere mit einer einzigen Gabelung der Primärader über. Eine Fortsetzung dieser Reduktion würde durch gänzlich Ausfallen von Spreiten- und Adergabelung schmale, einfache, einaderige Blätter hervorbringen. Bedingung für das Erreichen dieses Endstadiums ist, daß zuvor keine basale Aggregation (Mesomreduktion) eingesetzt hat. Wenn dies nämlich im Laufe phylogenetischer Entwicklung, wie bei *Araucaria*, schon eingetroffen ist, ist es weit schwieriger, sich die Rückbildung zu einem derart durchgehends einaderigen Zustand, wie dem bei der Mehrzahl der Koniferen obwaltenden, vorzustellen. Meines Erachtens ist die bei den Araucarien festzustellende Blattreduktion ein Spezialfall, der mit der phylogenetischen Entwicklung der Nadel- und Schuppenblätter der Koniferen im allgemeinen nichts zu tun hat.

Gleichwie die Cordaiten zeigen also die Koniferen eine wechselnde Gestaltung der Blattgebilde, eine ungleichartige Differenzierung derselben aus dem Urzustand. Bei jenen finden sich die beiden Hauptformen innerhalb des Individuums. Was die Koniferen betrifft, so hat die Mehrzahl der Podocarpaceen einaderige Blätter, während eine Sektion der Gattung *Podocarpus* durchgehends mehraderige Blattgebilde besitzt. Untersucht man außerdem die weiblichen Zapfen der Koniferen, so wird man finden, daß Mehraderigkeit, d. h. Vermehrung der Leitbündel durch Gabelung, tatsächlich recht häufig auftritt. Sie kommt dabei entweder nur in den sterilen (und fertilen) Schuppen des Samenschuppenkomplexes oder in diesen und dem Tragblatt oder außerdem noch im Laubblatt vor. Während die weiblichen Zapfen bei der Mehrzahl der Koniferen einaderige Tragblätter besitzen, sind diese in einigen Fällen mehraderig, und zwar bei *Athrotaxis*, *Cunninghamia*, *Taiwania*, *Podocarpus* Sect. *Nageia*, *P. vitiensis* (Sect. *Polypodiopsis*), *Saxegothaea*, *Araucaria* und *Agathis*. Die Gabelung der Adern ist dabei stets auf die Basis der Blattgebilde beschränkt. Es zeigt

sich also, daß die den Cordaiten eigene Fähigkeit, mehraderige und einaderige Blattgebilde an demselben Individuum zu erzeugen, auch von gewissen Koniferengattungen beibehalten ist. Während aber bei den Cordaiten die einaderigen der weiblichen und die mehraderigen der vegetativen Region angehören, liegen die Verhältnisse bei den betreffenden Koniferen umgekehrt, ein Umstand, der vielleicht in irgend einer Weise mit der Abwandlung des weiblichen Blütenstandes innerhalb dieser Klasse zusammenhängt. Ausnahmen davon scheinen die Arten von *Abies* und von *Pinus* Untergatt. *Diploxylon* zu bilden, indem bei ihnen sowohl die Blattspur als auch die Ader des nadelförmigen Laubblattes „gegabelt“ ist. Wie CHAUVEAUD (1904) gezeigt hat, verlaufen hier innerhalb einer gemeinsamen Scheide zwei Leitstränge, die aber aus einem einheitlichen Prokambium hervorgehen. Diese werden durch Umbildung des in der Mediane des Prokambiums gelegenen Gewebes in Parenchym gesondert. Es handelt sich hier um eine sekundäre Erscheinung, die mit echter Gabelung des Leitbündels nichts zu tun hat.

Was die *Taxales* betrifft, so haben die Untersuchungen der paläozoischen Koniferen keinen Beitrag zu ihrer Blattphylogenie geliefert. Es ist aber wahrscheinlich, daß die bei dieser Klasse allein vorkommenden einaderigen Blattgebilde in derselben Weise wie die einaderigen Blätter der Mehrzahl der Koniferen entstanden sind.

GORDON (1935, p. 289ff.) hat *Pityx Dayi* GORDON aus dem Unterkarbon von Schottland in bezug auf die Blattspur- und Blattaderungsverhältnisse mit *Araucaria excelsa* verglichen. Meines Erachtens geht schon aus seinen Abbildungen hervor, daß *Pityx* ungeachtet der stark reduzierten Blätter mit den Koniferen nicht verwandt ist, sondern sich gewissen Pteridospermen anschließt. Auch weichen die Spaltöffnungsapparate von *P. Dayi* in ihrem Bau sehr von denen der Araukarien ab (GORDON loc. cit., p. 292, Note), wohingegen eine auffallende Übereinstimmung mit *Lyginodendron* vorhanden ist.

## Die Stellung der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen im System der Gymnospermen.

Ehe ich auf die Frage der systematischen Stellung der ältesten bekannten Koniferen eingehe, soll hier die Kritik von KRÄUSEL (N. Jahrb. f. Miner., Geol. u. Paläont., Referate III, 1939, pp. 535—537) und ZIMMERMANN (Zschr. f. Bot., Bd. 34, H. 1, 1939, und Bd. 36, H. 6—8, 1941) über die Aufstellung der Gattungen *Lebachia* und *Ernestiodendron* beantwortet werden.

KRÄUSEL schreibt:

„Wäre es nicht besser, die Gattung *Walchia* bestehen zu lassen, *Ernestiodendron* und *Lebachia* aber zu ihren Sektionen zu machen? Dann könnten nämlich die verschiedenen Reste zweifelhafter Stellung, abgesehen vielleicht von isolierten *Gomphostrobus*-Teilen, als *Walchia*-Arten unsicherer Stellung bezeichnet werden, wobei sich sachlich meines Erachtens gar nichts ändern würde. Denn der Gattungsbegriff ist wenigstens in der Praxis willkürlich, und ob ich sage, die Gattung *Walchia* zerfällt in Sektionen, oder aber diese zu Gattungen mache, ist letztlich gleichgültig. Die Klarheit der Namensgebung würde dabei nichts verlieren, die Verschiedenheit der Namen aber verschwinden können. Aber ich fürchte, das Ergebnis ist zu einfach, als daß dieser Vorschlag Anklang finden könnte.“

ZIMMERMANN äußert sich in ähnlicher Weise. So betrachtet er (1939) es als zweifellos sehr mißlich, wenn ein so viel gebrauchter Gattungsname wie das unterpermische Leitfossil „*Walchia*“ praktisch dadurch verschwindet, daß die beiden wichtigsten und ältesten Artnamen in „*Lebachia piniiformis*“ und „*Ernestiodendron filiciforme*“ umgeändert werden. Er fährt dann (1941) folgendermaßen fort:

„Jede Nomenklaturänderung, wie die vorliegenden Umtaue von *Walchia piniformis* und *filiciformis* in *Lebachia p.* und *Ernestiodendron f.*, hat auch ihre praktische Seite. Wenn ein so viel benutzter Gattungsname wie „*Walchia*“ durch Umtaue seiner am längsten bekannten und häufigsten Arten fast völlig verschwindet, ist das für jeden Nichtspezialisten bedauerlich. Man muß daher immer wieder die Forderung erheben, in der Nomenklatur so konservativ wie möglich zu sein — ganz abgesehen von allen Nomenklatur-Regeln. Wenn wir einmal die in Nomenklatur-Regeln festgelegten Fälle einer Berichtigung oder Entscheidung in zweifelhaften Fällen außer acht lassen, so ist nach Ansichten des Ref. eine Umtaue nur für sicher neu erkannte phylogenetische Einheiten im üblichen Umfange gerechtfertigt. Sind die Gattungen „*Ernestiodendron*“ und „*Lebachia*“ solche Einheiten von einem üblichen Gattungsumfang? Ref. hat daran Zweifel. Gewiß sind Spaltöffnungsuntersuchungen... ein vorzügliches Hilfsmittel zur Klärung phylogenetischer Zusammenhänge. Aber die einseitige Verwertung einzelner Merkmale wie der Spaltöffnungsanordnung in Korrelation mit der Nadelmorphologie führt nach unseren derzeitigen Kenntnissen kaum zu einem phylogenetischen, sondern zu einem künstlichen System. Schon die Zwangslage FLORIN's, eine Restgattung „*Walchia*“ für die nicht aufzuteilenden Formen beizubehalten, spricht wenig zugunsten der neuen Benennung.“

Alle diese Einwendungen gelten in erster Linie reinen Nomenklaturfragen, welche schon auf S. 15 ff. behandelt worden sind. Es liegt nämlich den Herren KRÄUSEL und ZIMMERMANN insbesondere daran, den Gattungsnamen *Walchia* im alten Sinne zu „retten“. Die paläobotanische Nomenklatur ist bekanntlich noch nicht festgelegt. Allgemein akzeptierte Regeln fehlen, nach denen die Autoren zu verfahren hätten. In der vorliegenden Arbeit habe ich daher in engem Anschluß an die sowohl von JONGMANS & HALLE & GOTHAN (1935) als auch von THOMAS (1935) gemachten, diesbezüglichen Vorschläge eine ordnende Nomenklatur aufgebaut, wobei die Vollständigkeit bzw. Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis der betreffenden Pflanzenfossilien zum Ausdruck kommt. Damit ist zum ersten Mal in größerem Maßstab ein Beispiel gegeben, wie sich eine so durchgearbeitete Nomenklatur in der Praxis darstellt, womit weitere Anregungen zu einer logischen Namensgebung fossiler Pflanzen gegeben sein sollen. Meine Darlegungen über nomenklatorische Fragen auf S. 15 ff. haben in Nordamerika bereits ein Echo gefunden, das infolge des Weltkrieges sich nur nicht auswirken kann.

Auch wenn der betretene Weg verbesserungsbedürftig sein sollte, so läßt sich die von mir eingeführte Nomenklatur keineswegs so leicht umwerfen, wie KRÄUSEL und ZIMMERMANN zu glauben scheinen, weil ein neuer, durchgearbeiteter und dem vorgelegten überlegener Vorschlag betreffs Benennung fossiler Pflanzen im allgemeinen dazu nötig wäre. Die von den genannten Autoren geäußerten Zweifel über den generischen Wert von *Lebachia* und *Ernestiodendron* kann ich als Kenner auch der rezenten Gattungen der Koniferen als gänzlich hinfällig bezeichnen. Die betreffenden fossilen Gattungen sind in mehrerer Hinsicht deutlich voneinander getrennt. Ich verweise zunächst auf den Unterschied in der Morphologie der vegetativen beblätterten Zweige letzter Ordnung (vgl. Textabb. 14—15 mit Textabb. 16 in Heft 6) und erlaube mir dann in bezug auf die Blattepidermisstruktur folgenden Passus aus demselben Heft (S. 409) hier nochmals anzuführen:

„Für *Ernestiodendron* bezeichnend ist vor allem die Anordnung der Spaltöffnungsapparate, wodurch diese Gattung von allen übrigen bisher bekannten Koniferen aus dem Oberkarbon und unteren Perm deutlich abweicht. Während die Spaltöffnungsapparate bei *Lebachia* wenigstens auf der Blattoberseite stets zu typischen Streifen vereinigt sind, innerhalb welcher die Spaltöffnungsapparate mehr oder weniger dicht und unregelmäßig, also nicht in Längsreihen angeordnet sind, treten die Spaltöffnungsapparate bei *Ernestiodendron* in einzelnen, zu ausgeprägten Streifen nicht zusammengeschlossenen Längsreihen auf, von denen die Oberseite fast gleich viele und fast gleich lange wie die Unterseite besitzt. Wir haben hier einen ebenso großen Unterschied in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate, wie z. B. zwischen den rezenten, verschiedenen Familien angehörenden Koniferengattungen *Cryptomeria* D. DON und *Araucaria* JUSS. So beträchtliche Unterschiede wie zwischen *Lebachia* und *Ernestiodendron* kennen wir nicht von den rezenten Vertretern der Klasse innerhalb ein und derselben Gattung, sondern erst zwischen verschiedenen Gattungen. Zum Vergleich könnte man höchstens nur solche Gattungen wie *Podocarpus* L'HÉRIT. und *Dacrydium* SOLAND. heranziehen. Diese zeigen aber nicht nur hinsichtlich der Blattmorphologie und der Epidermismerkmale, sondern auch in bezug auf die reproduktiven Merkmale eine beträchtliche Variabilität und sind augenscheinlich stark heterogen (vgl. FLORIN 1931, pp. 256, 285, 460). Die Beibehaltung der *Lebachia*- und *Ernestiodendron*-Arten zu einer Gattung (*Walchia*) zusammengeschlossen, würde demnach bedeuten, daß diese noch uneinheitlicher als die heterogensten unter

den rezenten Koniferengattungen und folglich rein künstlich wäre. Die Unzweckmäßigkeit einer derartigen Gruppierung liegt auf der Hand. Soweit es das Untersuchungsmaterial erlaubt, müssen — wie in der vorliegenden Arbeit geschehen ist — derartige Formgattungen im Interesse der wissenschaftlichen Systematik unbedingt in ihre natürlichen Gattungen zerlegt werden. Daß dies, was *Walchia* betrifft, bisher nicht restlos durchgeführt werden konnte und *Walchia* also als künstliche Gattung vorläufig beibehalten werden muß, hängt, wie in der speziellen Darstellung hervorgehoben wurde, damit zusammen, daß mehrere Arten auf Grund des Fehlens von geeignetem Material hinsichtlich ihrer Epidermis noch ganz unbekannt sind und in die natürlichen Gattungen daher noch nicht sicher eingeordnet werden können.“

Die auf Grund der Untersuchung der vegetativen beblätterten Zweige und der Blattepidermisstruktur gewonnene Auffassung vom generischen Wert derjenigen Artgruppen, die mit den Gattungsnamen *Lebachia* und *Ernestiodendron* belegt wurden, hat sich weiterhin durch Berücksichtigung der weiblichen Zapfen bestätigt (vgl. Textabb. 32—33 mit Textabb. 34—36 in Heft 6). Zusammenfassend habe ich folgendes darüber angeführt (S. 432):

„Der *Lebachia*-Typ ist durch nicht oder nur wenig abgeflachte, also radiär oder fast radiär gebaute, mesotone bis basitone fertile Kurztriebe charakterisiert, die zahlreiche sterile Schuppen, aber nur eine einzige (oder ausnahmsweise zwei) fertile besitzen. Die Samenschuppen entsprechen der Stellung nach den sterilen Schuppen, d. h. sämtliche Schuppen folgen aufeinander in kontinuierlicher Spirale. Die Samenanlagen sind terminal gestellt und stets aufrecht. Demgegenüber zeichnet sich der *Ernestiodendron*-Typ durch mehr oder weniger abgeflachte, mesotone bis vorzugsweise akrotone fertile Kurztriebe aus, die nur wenige oder gar keine sterilen Schuppen, aber drei bis mehrere Samenschuppen tragen. Die Samenanlagen sind auch hier terminal gestellt und atrop, aber entweder aufrecht oder auch umgekehrt. Eine Sproßachse kommt bei den Samenschuppenkomplexen des *Lebachia*-Typs deutlich zur Ausbildung, während sie bei denen des *Ernestiodendron*-Typs mehr oder weniger verschleiert wird. Jener Typ ist der primitivere, wenn man von der Reduzierung auf nur eine Samenanlage absieht, dieser in mehrerer Hinsicht abgeleitet, da bei zu ihm gehörenden Formen Änderung im Symmetriecharakter des Kurztriebes, stärkere Reduktion und früheres Sistieren der Sproßachsenentwicklung, Verminderung der Zahl der sterilen Schuppen und Umkehrung der Samenanlagen festzustellen sind.“

Die von mir verwendete Nomenklatur verlangt, daß zwischen natürlichen und künstlichen Gattungen scharf unterschieden wird, während die Gattung *Walchia* in dem von KRÄUSEL und ZIMMERMANN befürworteten Sinne ein qualitativ sehr heterogenes Material enthalten würde. Eine derartige Nomenklatur würde die Ausnutzung der besser bekannten Typen in der phylogenetischen Diskussion erschweren und sicher zu Mißverständnissen besonders seitens der Botaniker führen. Die Zwangslage, von der ZIMMERMANN spricht, ist ausschließlich durch die Lückenhaftigkeit und den häufig ungünstigen Erhaltungszustand des fossilen Materials selbst bedingt, also durch Umstände, die meines Erachtens auch in der Nomenklatur mehr berücksichtigt werden müssen als zuvor. Von der Aufstellung eines künstlichen Systems im üblichen Sinne kann dabei an und für sich nicht die Rede sein, sondern statt dessen von der Beibehaltung bzw. Einführung gewisser Formgattungen, die das weniger gut bekannte, aber aus praktischen Gründen zu benennende Material umfassen sollen. Die Gattung *Walchia* selbst wurde von mir im ursprünglichen Sinne als Formgattung beibehalten. Außerdem sei bemerkt, daß ich die alten Speziesnamen „*piniformis*“ und „*filiciformis*“, obwohl nicht ohne Bedenken, konserviert habe, um die Benennungen so wenig wie möglich zu ändern. Es wäre dagegen meines Erachtens verwerflich, Klarheit und Folgerichtigkeit in der Nomenklatur nur deshalb zu vernachlässigen, um eine alte Namenkombination zu „retten“. Im übrigen kann es kaum überraschen, daß die Benennungen einer bisher äußerst mangelhaft bekannten Pflanzengruppe bei einer monographischen Durcharbeitung gründlich revidiert und auch geändert werden müssen.

*Lebachia* und *Ernestiodendron* müssen also als selbständige natürliche Gattungen angesehen werden. Sie stellen, um in der Ausdrucksweise ZIMMERMANN's zu bleiben, „sicher neu erkannte phylogenetische Einheiten im üblichen Umfange“ dar.



Es gilt hier noch, diese und die übrigen behandelten Gattungen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm in das System der Gymnospermen einzureihen. Daß es sich in bezug sowohl auf *Lebachia* und *Ernestiodendron* — mit *Walchia*, *Walchiostrobus*, *Walchianthus*, *Walchiopremnon* und *Tylodendron* — als auch auf *Paleotaxites*, *Lecrosia* und *Paranocladus* (nebst *Gomphostrobus*) um Koniferen sensu proprio handelt, ist nicht zweifelhaft.

Was *Lebachia* und *Ernestiodendron* nebst den anschließenden künstlichen Gattungen betrifft, so ist aus der Morphologie ersichtlich, daß sie zu keiner bereits aufgestellten Koniferenfamilie gerechnet werden können. Obwohl Unterschiede vorhanden sind, die eine generische Trennung der betreffenden Artgruppen notwendig gemacht haben, stimmen *Lebachia* und *Ernestiodendron* in einigen allgemeinen Merkmalen so nahe miteinander überein, daß sie ohne Zweifel zu einer Familie zu vereinigen sind. Ich schlage den Namen *Lebachiaceae* vor und gebe folgende Diagnose:

Blüten getrenntgeschlechtig. Männliche Blüten (Mikrosporangien-schuppenkomplexe) einzeln an beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung terminal, mit zahlreichen, schraubig angeordneten Mikrosporophyllen an mehr oder weniger langgestreckter Blütenachse; Mikrosporophylle nicht-schildförmig, abgeflacht, mit 2 freien Sporangien an der Unterseite; Pollenkörner mit einem einzigen, geschlossenen, ringförmigen Luftsack. Weibliche Blütenstände an beblätterten Seitenzweigen letzter oder vorletzter Ordnung terminal, mit zahlreichen, schraubig angeordneten Blüten (Samenschuppenkomplexen) einzeln frei in der Achsel von ziemlich gedrängt stehenden, je einmal gegabelten, nicht-verholzten Tragblättern (Deckschuppen). Weibliche Blüten radiär oder mehr oder weniger abgeflacht; Blütenachse mehr oder weniger stark verkümmert, keine bis zahlreiche sterile Schuppen und eine bis mehrere, mit diesen untermischte Samenschuppen („Fruchtblätter“) tragend; Schuppen mehr oder weniger regelmäßig schraubig angeordnet. Samenanlagen einzeln an den Samenschuppen terminal, atrop, aufrecht oder umgewendet, nur mit einem Integument. Samen mehr oder weniger abgeflacht, rings herum mit schmalem Saum. — Bäume; laterale Sproßsysteme quirlig angeordnet, fiederartig verzweigt, an den Seitenzweigen letzter Ordnung mit unverzweigten, aber an kräftigeren Achsen mit häufig je einmal gegabelten, nadelförmigen, schraubig angeordneten, behaarten und amphistomatischen Blättern. Haargebilde mit einzelligem Haarkörper. Spaltöffnungsapparate in Streifen oder in Einzelreihen, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch (dizyklisch).

Zu den Lebachiaceen gehört möglicherweise auch *Paleotaxites* (vgl. S. 306). Ihnen am nächsten scheint sonst *Lecrosia* zu kommen, die durch eine Beblätterung der Sprosse vom *Lebachia*-Typ gekennzeichnet ist, aber in der Verzweigung derselben abweicht und hinsichtlich der Reproduktionsorgane noch unbekannt ist. *Paranocladus* unterscheidet sich, wie *Lecrosia*, von den Lebachiaceen durch die nicht-fiederartige Verzweigung der Sprosse sowie wahrscheinlich in der Beblätterung und in gewissem Grade auch in der Blattepidermisstruktur. Die Reproduktionsorgane sind hier ebenfalls unbekannt. Die systematische Stellung dieser beiden Gattungen kann daher nicht näher bestimmt werden.

In Ermangelung an Kenntnis der Reproduktionsorgane muß ferner die Stellung der Gattung *Carpentaria* hier unentschieden bleiben. Die Verzweigung der Sprosse ähnelt zwar dem *Walchia*-Typ, aber die Blätter der Seitenzweige letzter und vorletzter Ordnung sind im Gegensatz zu denen der Lebachiaceen

durchgehends je einmal gegabelt, und die Epidermisstruktur ist noch unbekannt. Dazu kommt, daß die keilförmigen Gabelblätter von *Carpentieria* in ihrer Gestalt etwas von denen der Lebachiaceen abweichen.

Eine Sonderstellung nimmt auch *Buriadia* ein. Diese Gattung ähnelt *Lecrosia* und *Paranocladus* in der nicht-fiederartigen Verzweigung der Sprosse, kommt aber in ihrer Beblätterung der Gattung *Carpentieria* am nächsten. Wie in bezug auf *Paranocladus* schließt sich die Epidermisstruktur der Blätter von *Buriadia* einigermaßen derjenigen von *Lebachia* an, obwohl sie in gewisser Hinsicht abweicht. Reproduktionsorgane sind noch unbekannt. Daher kann die Stellung dieser Gattung unter den Gymnospermen nicht näher bezeichnet werden.

Endlich ist zu erwähnen, daß unter den nicht schon besonders erwähnten künstlichen Gattungen (1) *Gomphostrobus* zu Lebachiaceen, *Paleotaxites* und *Lecrosia*, (2) *Endolepis* zu Koniferen ganz unbestimmbarer Stellung, (3) *Dadoxylon* und *Cordaicarpus* zu Koniferen und anderen Gymnospermen, sowie (4) *Samaropsis* zu verschiedenen Gymnospermen und vielleicht auch Koniferen gehören. Der *Pollenites cordaitiformis* benannte Pollen-Typ ist sowohl für die Lebachiaceen als auch für die Cordaiten bezeichnend.

Bisweilen hat man innerhalb der Klasse der Koniferen systematische Einheiten eines dem der Familie übergeordneten Grades unterschieden. So wurde sie kürzlich von PULLE (1937, p. 7) in fünf Ordnungen zerlegt, nämlich in *Araucariales*, *Podocarpales*, *Pinales*, *Cupressales* (mit *Cupressaceae* und *Taxodiaceae* im weiteren Sinne) und *Taxales* (mit *Cephalotaxaceae* und *Taxaceae*), wobei vorzugsweise die rezenten Vertreter berücksichtigt wurden. Auf Grund des Baues der weiblichen Zapfen hat außerdem ZIMMERMANN (1930, p. 289) die Ordnung *Voltziales* — mit *Pseudovoltzia* aus dem oberen Perm als typischer Gattung — aufgestellt, doch hat er keine genügend ausführliche und präzise Diagnose gegeben und den Umfang der Ordnung nicht umgrenzt.

Es dürfte wenig zweckmäßig sein, auf diese Fragen schon hier näher einzugehen, da — abgesehen von den weiblichen Zapfen einiger oberpermischen und mesozoischen Gattungen — meine Bearbeitung der fossilen Koniferen noch zu wenig fortgeschritten ist. Ich bemerke nur, daß die Einteilung der rezenten Koniferen durch PULLE meines Erachtens im ganzen nicht haltbar ist — es sei u. a. auf die Stellung der Taxaceen bzw. der Cephalotaxaceen hingewiesen — und daß es zweifelhaft erscheint, ob die Klasse *Voltziales* im Sinne ZIMMERMANN's auf die Lebachiaceen ausgedehnt werden kann. Sowohl durch die schraubige Stellung der sterilen Schuppen und Samenschuppen an der Achse der weiblichen Blüte als auch in anderen Merkmalen weichen diese von *Pseudovoltzia* ab. Die mesozoische Gattung *Voltzia* ist im Bau der weiblichen Blüte weit fortgeschrittener nicht nur als die Lebachiaceen, sondern auch als *Pseudovoltzia*.

Die Lebachiaceen stellen höchst bemerkenswerte fossile Formen dar, weil sie heutige Koniferengruppen miteinander und die Koniferen insgesamt mit anderen Gymnospermen, d. h. mit der ausschließlich dem Paläozoikum angehörenden Klasse der *Cordaitales* verknüpfen. Sie ähneln einerseits den Araucariaceen in der Sproßverzweigung, in der Art der Knospendeckung, in der Holzstruktur, in dem Nicht-Verwachsen der Mikrosporangien mit dem Mikrosporophyll usw., andererseits den Pinaceen in Zahl und Gestalt der Mikrosporangien, durch die mit Luftblase versehenen Pollenkörner, im Nichtverwachsen der weiblichen Blüten mit ihren Tragblättern u. a. m. Dazu kommt, daß, obwohl die weiblichen *Lebachia*-Blüten einsamig sind, die Ableitung der entsprechenden Blüten der Pinaceen (und besonders der Taxodiaceen) aus ihnen leichter ist als die Ableitung der Araucariaceen aus denselben primitiven Gestaltungsverhältnissen. Aus dem etwas abweichenden Typus von *Ernestiodendron* lassen sich die weiblichen Blüten der mesozoischen Stachyotaxaceen (*Stachyotaxus* und *Palissya*) und die der rezenten Cephalotaxaceen ableiten.

- Die Lebachiaceen vereinigen also in sich Merkmale, die bei den rezenten Koniferen in verschiedenen Familien vereinzelt auftreten. Ohne die Urformen selbst zu enthalten, gehört diese fossile Familie einer Stufe der phylogenetischen Entwicklung an, wo die morphologische Differenzierung nach verschiedenen Richtungen hin soeben begonnen hatte. Gleichzeitig wurden bei ihren Vertretern noch wahrhaft urtümliche Eigenschaften festgehalten, welche auf eine ehemalige Verbindung insbesondere mit den Cordaiten hindeuten. Die Lebachiaceen beanspruchen auch deshalb sehr großes Interesse, weil sie für die monophyletische Herkunft der Koniferen im eigentlichen Sinne, also unter Ausschluß von den Taxaceen, und damit für das Bestehen phylogenetischer Beziehungen zwischen sämtlichen fossilen und rezenten Familien sprechen. Keine rezente Familie kann aber von irgend einer anderen rezenten abgeleitet werden. Verwandtschaftliche Zusammenhänge lassen sich nur in fortgesetztem Studium ausgestorbener Formen, insbesondere der des Paläozoikums und Mesozoikums, beim Vergleich mit den rezenten erkennen. Schon aus den in der vorliegenden Arbeit enthaltenen Ergebnissen erhellt die außerordentlich große Bedeutung der ausgestorbenen Formen für die Erfassung der Phylogenie der Koniferen.

## Die geologisch-geographische Verbreitung der ältesten bekannten Koniferen.

Als Abschluß der vorliegenden Arbeit über die oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen sei noch die geologisch-geographische Verbreitung der Gattungen und Arten erörtert, wobei ich von dem auf S. 337—353 in Heft 5 gegebenen Verzeichnis ausgehe. Zunächst soll dieses mit Angaben über einige neue Funde vervollständigt werden, von welchen ich erst nach dem Erscheinen von Heft 5 Kenntnis bekommen habe.

### Deutsches Reich.

#### E. Thüringer Wald.

- a) Unterrotliegendes: Gehrner Schichten.  
Stollenwand bei Klein-Schmalkalden.

*Lebachia parvifolia*

„ *speciosa*

*Ernestiodendron filiciforme*

Von Herrn A. ARNHARDT in Aue bei Schmalkalden am 12. Dezember 1943 brieflich mitgeteilt (Bestimmungen von mir nicht nachgeprüft).

- d) Unterrotliegendes: Goldlauterer Schichten.  
Schuchardskopf bei Zella-Mehlis.

*Lebachia hypnoides*

„ *laxifolia*

*Ernestiodendron filiciforme* var. *gracile*

Von Herrn A. ARNHARDT in Aue bei Schmalkalden am 12. Dezember 1943 brieflich mitgeteilt (Bestimmungen von mir nicht nachgeprüft).

**Portugal.**

Stephan.

Quinta da Varziela (am Flusse Douro unweit Porto).

*Lebachia parvifolia*

Von Dr. C. TEIXEIRA in Porto am 9. März 1944 brieflich mitgeteilt (Bestimmung von mir an Hand von Photos nachgeprüft).

**Grönland.**

Stephan oder Unterrotliegendes.

*Lebachia parvifolia*

Mester's Vik (Mester's Bucht) in Scoresby Land, Ostgrönland (ca. 72,5° n. Br.).

Ein von der dänischen geologischen Expedition nach Ost-Grönland in den Jahren 1936—1938 (unter Leitung von Dr. LAUGE KOCH) gemachter Fund, der mir von Professor T. G. HALLE, Bearbeiter der betreffenden Sammlung zwecks Veröffentlichung in den „Meddelelser om Grönland“ (Kopenhagen), mitgeteilt wurde (Bestimmung von mir nachgeprüft).

**Vereinigte Staaten von Nordamerika.**

**B. Colorado.**

Pennsylvanian: Mc Coy-Formation.

*Walchia (Lebachia?) stricta*

Mc Coy (Eagle County).

Von Dr. C. A. ARNOLD in Ann Arbor, Mich., am 15. November 1940 brieflich mitgeteilt (Bestimmung von mir an Hand von Photos gemacht). Vgl. ARNOLD 1941!

In den Tabellen 1 und 2 sind die Ergebnisse meiner Untersuchung über die geographische und geologische Verbreitung der Koniferengattungen *Lebachia* — einschließlich der wahrscheinlich zu ihr gehörenden Arten von *Walchia*, *Walchianthus*, *Walchiostrobus* und *Walchiopremnon* —, *Ernestiodendron* — einschließlich der zu ihr wahrscheinlich gehörenden Arten von *Walchia* und *Walchiostrobus* — sowie *Burialia*, *Carpentieria*, *Lecrosia*, *Paleotaxites* und *Paranocladus* übersichtlich zusammengestellt.

Die ältesten bekannten Koniferen-Typen und zwar besonders die Gattungen *Lebachia* und *Ernestiodendron* müssen einen sehr auffallenden Bestandteil in der unterpermischen Landvegetation dargestellt haben. Dies gilt im Vergleich nicht nur mit derjenigen des oberen Perms, wo die unterpermischen Koniferentypen schon erloschen waren, sondern daneben auch mit der des oberen Oberkarbons (Stephan), obgleich auch aus dieser Zeit einige Koniferen von unterpermischem Typ, speziell Arten der Gattung *Lebachia* und zu ihr wahrscheinlich gehörende Walchien, bekannt sind. So findet sich *Lebachia parvifolia* im unteren Stephan (d. h. in den unteren Ottweiler Schichten) des Saar-Nahe-Gebiets und ist in der wahrscheinlich etwa gleichaltrigen Keele-Serie von Shropshire in England nachgewiesen; ferner gehörte diese Art der Flora des mittleren Stephan von Saint-Etienne, des oberen Stephan der Tschechoslowakei und Le-Creusot (Saône-et-Loire) sowie des Stephan im Porto-Gebiet an. Aus der Keele-Serie von Shropshire kennt man außerdem *Walchia (Lebachia?) Schneideri* und aus dem mittleren Stephan von Saint-Etienne *W. (Lebachia?) stephensis*. *Lebachia Goeppertiana* beginnt im mittleren Stephan des Beckens von Bas-Dauphiné (Isère) und ist daneben aus dem oberen Stephan des Beckens von Villé (Alsace) bekannt. *L. frondosa* wurde im mittleren Stephan des Beckens von Bas-Dauphiné und durch ihre var. *Zeilleri* im oberen Stephan von Blanzky (Saône-



S	W
m	F





et-Loire) und Sudetenland nachgewiesen. Zum oberen Stephan in Europa gehören endlich auch zum Teil *L. Hirmeri* (Niederschlesien), *L. piniformis* (Niederschlesien) und *L. speciosa* (Becken von Brive, Corrèze). Zu bemerken ist immerhin, daß keine dieser Arten — mit Ausnahme von *Walchia* (*Lebachia*?) *stephanensis*, die nur von einem einzigen Fundort vorliegt — auf das Stephan allein beschränkt ist. Im Gegenteil haben sie ihre meist bei weitem stärkste Vertretung im Rotliegenden.

Ähnlich den *Lebachia*-Arten verhält sich *Ernestiodendron filiciforme*. Diese Art ist aus dem mittleren Stephan des Beckens von Bas-Dauphiné, aus dem oberen Stephan des Beckens von Villé und von Mähren sowie aus dem Stephan des Porto-Gebiets bekannt, spielte aber in der Rotliegend-Zeit eine weit größere Rolle. Was das sonstige Vorkommen von Koniferen im europäischen Stephan betrifft, so ist das isolierte Auftreten von *Lecrosia Grand'Euryi* in dessen mittlerer Stufe bei Saint-Etienne zu erwähnen.

Aus Nordamerika sind Funde von Koniferen gleichfalls aus sowohl dem unteren Perm als auch dem oberen Oberkarbon bekannt. So treten *Lebachia garnettensis* und *Walchia* (*Lebachia*?) *Schneideri* in der Missouri-Serie des Pennsylvanian von Kansas (Stanton-Kalkstein-Formation der Lansing-Gruppe), *W. (Lebachia?) stricta* in der Mc Coy-Formation des Pennsylvanian von Colorado sowie *Lebachia piniformis* und *Walchia* (*Lebachia*?) *Dawsoni* im oberen Stephan des östlichen Canada auf. In Brasilien gehören *Buriadia heterophylla* und *Paranocladus? fallax* angeblich dem Oberkarbon an. Gewisse Autoren wollen aber die betreffenden Schichten zum unteren Perm rechnen.

Stratigraphisch ist die Frage von Bedeutung, inwieweit irgendwelche von den betreffenden Koniferen als besondere Leitfossilien für das untere Perm auf der nördlichen Halbkugel angesehen werden können. Sie wurde auf dem zweiten „Congrès de Stratigraphie Carbonifère“ in Heerlen (1935) behandelt, wobei GOTHAN u. a. Folgendes anführte (JONGMANS & GOTHAN 1937, p. 24).

„Die Schwierigkeiten für die Parallelisierung des Perms im ganzen liegen zum großen Teil... darin begründet, daß die Charakterisierung dieser Formation ihren Ausgang von Mitteleuropa genommen hat, wo wir die fazielle Zweiteilung in einen unteren Teil, das Rotliegende, und in einen ganz anders entwickelten oberen Teil haben, den Zechstein, der sogar paläobotanisch so stark von dem Rotliegenden unterschieden ist. In anderen Ländern fehlt diese fazielle Zweiteilung... Noch schwieriger ist die Verfolgung dieser Zweiteilung in den Gondwana-Gebieten und in Asien überhaupt. Man kann da noch gar keine allgemeinen Regulationen geben... — Im ganzen stehen wir bezüglich der Grenze Stephan und Perm noch auf dem Standpunkt von 1927; da die *Walchien* nach allgemeiner Erkenntnis, wenn auch als Seltenheiten, bereits im Oberstephan beginnen, so blieben als letzte Zuflucht immer noch die *Callipteris*-Arten, die so gut wie nie in sicheren Stephan-Schichten gefunden worden sind. — ... Da auch in Nordamerika und Asien die *Callipteris*-Arten als Perm-Fossilien noch nicht versagt haben, so können wir wegen der Abnormitäten einiger ausgefallenen Fundorte ihnen den Wert als Perm-Leitfossilien unmöglich absprechen. Daß sie nur in gewisser Assoziation auftreten<sup>1)</sup>, tut ihrem Wert keinen Abbruch. Es sind schließlich alle Land- und marinen Fossilien mehr oder weniger „Faziesfossilien“... Übrigens dürfte, was die Pflanzen angeht, nicht nur *Callipteris* als Leitfossil für Perm zu gelten haben, sondern auch Formen wie *Gomphostrobus*, *Sphenopteris germanica* und Verwandte, *Crossothea pinnatifida*, reiches Auftreten feinadriger *Taeniopteris*-Arten und anderes mehr. — Die Grenze Stephan—Rotliegendes kann in West-Europa nur floristisch gezogen werden, *Callipteris* wird dann als Leitfossil betrachtet, und der Vergleich mit der faunistischen Grenze wird erst allmählich und nach eingehenden Studien möglich sein.“

In einer auf demselben Kongreß vorgelegten Arbeit erwähnt GOTHAN (1937 b, p. 215) als positive Merkmale des unteren Perms oder des Rotliegenden das Vorkommen von zahlreichen Pecopteriden (wie beim Stephan), dazu *Callipteris*-Arten, *Pecopteris* (*Crossothea*) *pinnatifida* (anscheinend nur Perm), *Sphenopteris germanica* und Verwandten, vielen *Walchien*, *Gomphostrobus*, einigen Subsiggillarien, Sphenophyllen wie *Sphenophyllum oblongifolium*, *angustifolium* und *Thoni*, *Callipteridium gigas* und *Odontopteris osmundaeformis* (lokal) nebst als Seltenheit das Auftreten von Elementen — Vorläufer einer mesozoischen Flora

<sup>1)</sup> Die *Callipteris*-Arten fehlen unter den flözbildenden Pflanzen.

— wie *Pterophyllum*, *Baiera*, auch wohl *Ullmannia* und voltzioiden Koniferen und stellenweise viel *Taeniopteris*-Arten. Als negative Kennzeichen des unteren Perms gibt er das Verschwinden gewisser Stephan-Formen, wie *Callipteridium pteridium* und *Sphenophyllum verticillatum* an. Auch hier hebt er hervor, daß die *Callipteris*-Arten die beste Abgrenzung bieten.

Unter den von GOTHAN als für das untere Perm mehr oder weniger charakteristisch bezeichneten Pflanzen bzw. Pflanzenteilen sind *Ullmannia* und die voltzioiden Koniferen in erster Linie zu streichen, da sie nach meinen Untersuchungen nirgends in so alten Schichten sicher nachgewiesen worden sind, und dann auch wohl *Gomphostrobus*, eine künstliche Gattung, die zwar im Rotliegenden am häufigsten vorhanden ist, aber Blattorgane verschiedener Art und zu mehreren natürlichen Gattungen gehörig umfaßt.

Tabelle 3. Die relative Frequenz der Funde einiger Koniferen im Stephan und im Rotliegenden.

Nur die aus wenigstens vier Gebieten sicher nachgewiesenen Arten sowie nur ein Fund je Schicht und Gebiet (vgl. die Tabellen 1—2) sind berücksichtigt worden.

Anm.: Die Tabelle gibt nicht die vertikale Verteilung der Arten innerhalb der beiden Formationsabteilungen an.

Arten	Anzahl der berücksichtigten Funde	Stephan	Rotliegendes
<i>Lebachia frondosa</i> (einschl. var. <i>Zeileri</i> ) . . . . .	13		██████████
„ <i>Goeppertiana</i> . . . . .	19		██████████
„ <i>Hirmeri</i> . . . . .	4	██████████	
„ <i>hypnoides</i> . . . . .	11		██████████
„ <i>laxifolia</i> . . . . .	12		██████████
„ <i>parvifolia</i> . . . . .	24		██████████
„ <i>piniformis</i> (einschl. var. <i>magnifica</i> und var. <i>Solmsii</i> ) . . . . .	20	██████████	██████████
„ <i>speciosa</i> . . . . .	9		██████████
<i>Walchia</i> ( <i>Lebachia</i> ?) <i>Schneideri</i> . . . . .	4	██████████	██████████
<i>Ernestiodendron filiciforme</i> (einschl. var. <i>gracile</i> ) . . . . .	28	██████████	██████████
<i>Walchia</i> ( <i>Ernestiodendron</i> ?) <i>Arnhardtii</i> . . . . .	4		██████████

Aus Tabelle 3 ist die relative Frequenz der bisherigen Funde einiger Koniferenarten im Stephan und im Rotliegenden zu entnehmen. Die Tabelle veranschaulicht zunächst die schon hervorgehobene Tatsache, daß diese Pflanzen am stärksten im Rotliegenden vertreten sind, aber doch zu mehreren auch ins Stephan hinunterreichen. Ausnahmen bilden *Lebachia hypnoides*, *L. laxifolia* und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii*, welche, soweit bekannt, ausschließlich dem Rotliegenden angehören. Von ihnen haben die beiden *Lebachia*-Arten in diesem Zusammenhang das größte Interesse, weil relativ zahlreiche und weit zerstreute Funde vorliegen. So ist *L. hypnoides* im Thüringer Wald, in Niederschlesien, Sudetenland, Böhmen, Mähren, Zentral-Frankreich (Le Creusot), Süd-Frankreich (Lodève und Neffiès) sowie in der Ukraine (Donetz-Becken) nachgewiesen und scheint außerdem in den chinesischen Provinzen Kansu (Nanshan) und Shansi vorzukommen. *L. laxifolia* ist aus dem Saar—Nahe-Gebiet und Thüringer Wald, ferner aus Sachsen, Niederschlesien, der Tschechoslowakei, Süd-Frankreich (Lodève und Neffiès), Italien (Val Trompia), Portugal (Bus-saco) und Marokko bekannt. Sie gehören wohl zwar ganz allgemein den „Assoziationen der Nichtflöz-bildner“ an, teilen aber diesen Nachteil mit den Callipteriden (vgl. GOTHAN & GIMM 1930, p. 56). *Le-*

*bachia hypnoides* und *L. laxifolia* sind also neben den Callipteriden als besondere Leitfossilien für das untere Perm wenigstens in Europa zu bezeichnen. Ob auch *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* stratigraphisch der gleiche Wert zuzuerkennen ist, bleibt vorläufig zweifelhaft, da sie bisher aus zu wenigen Gebieten (Süd-Norwegen, Saar—Nahe-Gebiet, Thüringer Wald und Süd-Frankreich) und von zu wenigen Fundorten innerhalb dieser bekannt ist.

In bezug auf die Frage der Unterteilung des Stephans sei anlässlich der von mir im speziellen Teil der vorliegenden Arbeit sowie in den Tabellen 1—2 für das untersuchte Material verwendeten, diesbezüglichen Altersangaben auf die Arbeit von JONGMANS & GOTHAN (1937, p. 26) hingewiesen. Eine exakte Parallelisierung der in verschiedenen Gebieten als unter-, mittel- und oberstephanisch bezeichneten Schichten ist anscheinend noch nicht möglich.

Die Sukzession der Koniferenfloren innerhalb des Rotliegenden läßt sich nur in wenigen Gebieten, und zwar besonders im Thüringer Wald, wo die Verhältnisse am besten durchforscht sind, näher verfolgen (siehe die Tabellen 4 und 5).

Tab. 4. Gliederung des Rotliegenden im Thüringer Wald (vgl. MÄGDEFRAU 1942a, p. 181. und den Text).

Oberrotliegendes	Tambacher Schichten	Konglomerate und Sandsteine
Saalische Faltung		
Unterrotliegendes	Oberhöfer Schichten	Porphyr und Porphyrtuffe, dazwischen Sedimentzone
	Goldlauterer Schichten	Konglomerate, Sandsteine, Schiefertone mit örtlich reicher Fischfauna, Kohlenflöze (meist schwach)
	Manebacher Schichten	Konglomerate, Sandsteine, Schiefertone, in der Mitte Kohlenflöze
	Gehrener Schichten	Porphyr, Melaphyr, Tuffbrekzien, Sandsteine, Schiefertone, Kohlenflöze

Zu Tabelle 4 ist zu bemerken, daß REICHARDT (1932, pp. 154 und 157) und andere neuerdings die Möglichkeit der Unterscheidung einer besonderen Stufe des Mittelrotliegenden bestritten haben. Nach paläobotanischen und erdgeschichtlichen Erfahrungen ist nach REICHARDT das Rotliegende des Thüringer Waldes nur in die beiden Unterabteilungen Unter- und Oberrotliegendes einzuteilen, von denen jenes wieder in vier Lokalstufen zerfällt — Gehrener, Manebacher, Goldlauterer und Oberhöfer Schichten. Erdgeschichtlich sei als einheitliche Bildung von einheitlichem klimatischen Charakter und Fossilarmut nur das Oberrotliegende scharf gekennzeichnet, während das Unterrotliegende nach den Erfahrungen auf Grund der Flora in den thüringischen Basissedimenten ohne faßbare Grenze aus dem Stephan hervorgehe.

Aus Tabelle 5, die die Frequenz der Koniferen in den verschiedenen Unterabteilungen des Rotliegenden im Thüringer Wald veranschaulicht, geht zunächst hervor, daß aus dem fossilarmen Oberrotliegenden (Tambacher Schichten) keine bestimmbar Koniferen bisher bekannt geworden sind. Ich habe doch kümmerliche

Tab. 5. Die Frequenz der Koniferen in den verschiedenen Unterabteilungen des Rotliegenden im Thüringer Wald, durch Angabe der Anzahl Fundorte je Art und Schicht veranschaulicht.

Arten	Unterrotliegendes (nach Reichardt 1932)				Oberrotliegendes
	Gehrener Schichten	Manebacher Schichten	Goldlauterer Schichten	Oberhöfer Schichten	Tambacher Schichten
	Gesamtzahl der Fundorte: ca. 6	Gesamtzahl der Fundorte: 4	Gesamtzahl der Fundorte: ca. 34	Gesamtzahl der Fundorte: 6	
<i>Lebachia angustifolia</i>	—	—	1	—	—
„ <i>frondosa</i>	—	—	2	1	—
„ „ var. <i>Zeilleri</i>	1	—	—	—	—
„ <i>Goeppertiana</i>	1	1	2	2	—
„ <i>hypnoides</i>	—	1	5	1	—
„ <i>laxifolia</i>	—	2	7	2	—
„ <i>mitis</i>	—	—	—	1	—
„ <i>parvifolia</i>	1	1	6	2	—
„ <i>piniiformis</i>	1	—	15	2	—
„ <i>speciosa</i>	1	—	3	—	—
<i>Walchiostrobus</i> ( <i>Lebachia</i> ?) <i>Gothanii</i>	—	—	3	1	—
<i>Ernestiodendron filiciforme</i>	3	1	12	4	—
„ „ var. <i>gracile</i>	—	—	2	—	—
<i>Walchia</i> ( <i>Ernestiodendron</i> ?) <i>Arnhardtii</i>	—	—	4	1	—
„ „ <i>germanica</i>	—	—	1	—	—
<i>Walchiostrobus</i> ( <i>Ernestiodendron</i> ?) <i>fasciculatus</i>	—	—	—	1	—
( <i>Gomphostrobus bifidus</i> )	2	—	9	2	—

Reste gesehen, die davon zeugen, daß Lebachiaceen auch zu dieser Zeit noch in Deutschland fortlebten. Dies wird dadurch bestätigt, daß im unteren Oberrotliegenden der Rheinpfalz (Waderner Schichten) *Ernestiodendron filiciforme*, *Gomphostrobus bifidus* nebst der *Lebachia* ähnlichen Walchienresten nachgewiesen worden sind. Außerdem sei bemerkt, daß in den Schichten bei Ottendorf in der Nähe von Braunau der Tschechei, die angeblich zum Oberrotliegenden gehören, außer den soeben genannten Fossilien auch vier *Lebachia*-Arten vorkommen.

Tabelle 5 zeigt ferner eine auffallende Anhäufung der Koniferenfunde des Thüringer Waldes in den Goldlauterer Schichten, während sie besonders in den Gehrener und Manebacher Schichten zurücktreten. Wie REICHARDT (1932, p. 156; vgl. GOTHAN & GIMM 1930, p. 70) hervorhebt, hängt diese Erscheinung wenigstens zum Teil mit Faziesverhältnissen zusammen, d. h. einerseits mit Zunahme der Sandsteine und damit der GOTHAN'schen Walchien-Callipteriden-Assoziation, andererseits mit Abnahme der Flözbildung und damit der von dem gleichen Verfasser charakterisierten Pecopteriden-Calamarien-Assoziation (vgl. GOTHAN & GIMM loc. cit., p. 55). In bezug auf die Sedimentations- und Klimaverhältnisse zur Rotliegend-Zeit in Thüringen sei im übrigen auf die genannte Arbeit von GOTHAN & GIMM hingewiesen. Nach ihnen wurden die Koniferenbestände schon zu Oberhöfer Zeit auf kleine Gebiete oasenartiger Natur in einer sonst von kahlen Wüstenflächen beherrschten Landschaft beschränkt. Gegen Ende der Rotliegendzeit vor dem Unter-

tauchen des Thüringer Gebiets unter die Fluten des Zechsteinmeeres war dort fast alles Leben erstorben (vgl. auch MÄGDEFRAU 1942, p. 160).

Das Verhalten von *Lebachia hypnoides* und *L. laxifolia* im Rotliegenden des Thüringer Waldes bestätigt die Auffassung, daß diese Arten als Leitfossilien für das untere Perm verwendbar sind. Sie fehlen nämlich in den Gehriner Schichten, deren Flora noch große Ähnlichkeit mit derjenigen des Stephan zeigt, und fangen erst in den Manebacher Schichten an, um dann bis zu den Oberhöfer Schichten hinaufzureichen. *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii*, die sich vielleicht auch als Leitfossil für das untere Perm herausstellen wird, fehlt, soweit bekannt, außerdem in den Manebacher Schichten. Im Gegensatz zum Auftreten dieser Arten beginnen die im Stephan verschiedener Gebiete vorhandenen *Lebachia frondosa* (var. *Zeilleri*), *Goeppertiana*, *parvifolia*, *piniformis* und *speciosa* sowie *Ernestiodendron filiciforme* schon in den Gehriner Schichten.

Für die Pflanzengeographie des Oberkarbons und des unteren Perms haben die Verbreitungsverhältnisse der Koniferengattungen ein nicht geringes Interesse. Man unterscheidet nunmehr im Paläophytikum (vgl. GOTHAN 1924) auf Grund der Flora einen arktokarbonischen und einen antarktokarbonischen oder Gondwana-Bezirk, von denen jene größtenteils auf der Nordhemisphäre und diese meist auf der Südhemisphäre liegt (GOTHAN 1937 c, p. 225). In Übereinstimmung damit zeigt die Koniferenflora ganz verschiedenen Charakter innerhalb dieser Bezirke. In einer früheren Arbeit (FLORIN 1940 c, pp. 28, 69) habe ich mich folgendermaßen darüber geäußert:

„In my review of STUDDT's paper I remarked that, as far as my experience goes, the conifers of even older periods in the earth's history seem to have been divided into two different groups, one of which had its roots in the Northern Hemisphere, while the other was a markedly Southern-Hemisphere group. I added that this impression is not affected by the fact that certain genera of the southern group have sometimes forced their way northward into the region primarily occupied by the northern group, and vice versa, which is also reflected by the recent distribution of some genera.

My opinion has since been strengthened by the results of my researches into the Permian conifer vegetation of the Northern and Southern Hemispheres. Neither *Lebachia* FLORIN and *Ernestiodendron* FLORIN, the dominant coniferous genera of the Upper Carboniferous and Lower Permian of the Northern Hemisphere, nor any other northern genus of that time, have been reported from localities south of the equator. This seems to apply also to the Upper Permian genera. Similarly, the genera of the Permo-Carboniferous and Upper Permian of the Southern Hemisphere, *Paranocladus* FLORIN and *Walkomiella* FLORIN<sup>1)</sup>, are only known from localities south of the equator, in Brazil and eastern Australia respectively. The genus *Buriadia* SEWARD et SAHNI has with some hesitation been referred to the *Coniferales*. It occurs in the Lower Gondwana formation of India and in the Upper Carboniferous of Brazil, i. e. north and south of the equator respectively, and would therefore at first sight seem to be an exception to the rule. But the India of late Palaeozoic times is well known to have been much more closely connected with southern lands than with the northern continents, both geographically and as regards the composition of the fossil floras...

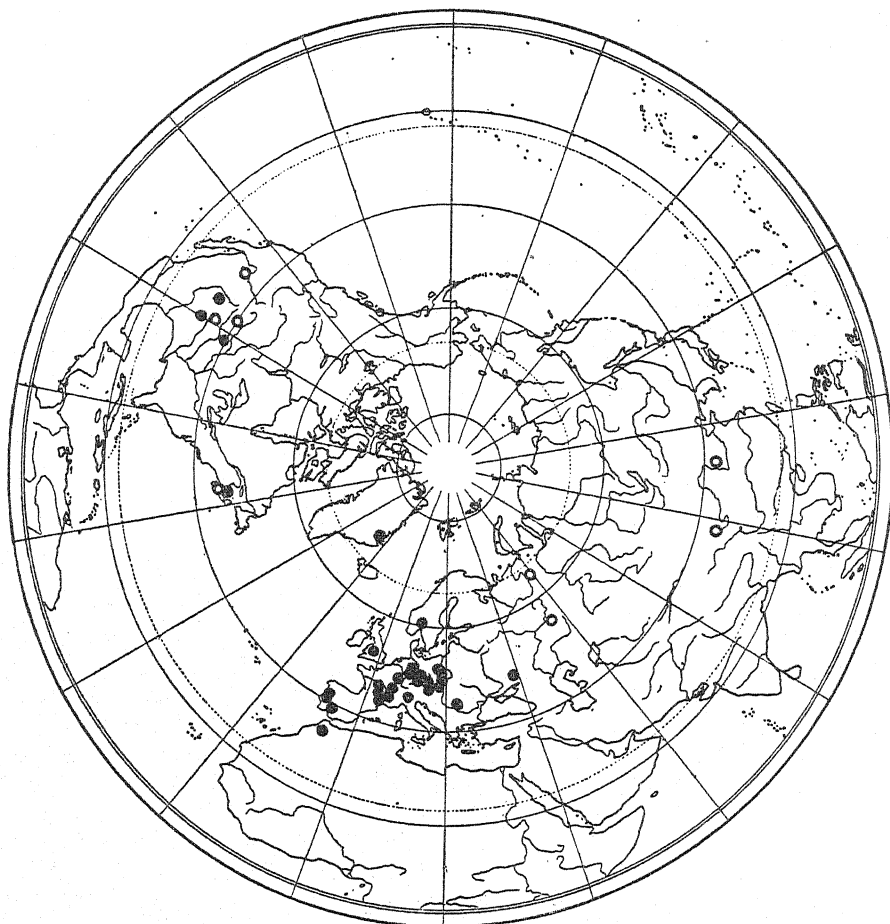
Two principal floral dominions, the Arcto-Carboniferous in the Northern and the Antarcto-Carboniferous in the Southern Hemisphere, were differentiated in the Upper Carboniferous and the Permian. The Antarcto-Carboniferous dominion was characterized by the *Glossopteris* flora<sup>2)</sup>, and presented no apparent regional differentiation. As briefly mentioned above, the southern conifer flora clearly differed, already at that time, from the northern flora, and not a single genus was then, as far as known at present, common to both. The origin and earliest development of the conifer floras of the earth must therefore be sought in still older deposits, presumably of Westphalian age. It is a remarkable fact, however, that, as early as in the late Palaeozoic, the conifers were far more richly developed and widely distributed, in the Northern than in the Southern Hemisphere.“

Während innerhalb des Bezirks der Gondwana-Flora keine besonderen, pflanzengeographisch charakterisierten Gebiete unterschieden werden können, ist nach GOTHAN (1937 c, p. 225) und HALLE (1937 b,

<sup>1)</sup> Vgl. Note auf S. 370.

<sup>2)</sup> Diese soll nach JONGMANS & GOTHAN (1937, p. 34) besser Gondwana-Flora benannt werden, da *Glossopteris* selbst nicht immer vorhanden ist.

p. 237) eine Teilung des arktokarbonischen Bezirks am Platze, wobei drei Untergebiete unterschieden werden: 1. das euramerische (europäisch-nordamerikanische) Gebiet, welches die eigentliche arktokarbonische Flora führt, 2. das Angara-Gebiet Nordsibiriens, floristisch durch eine Mischung von arktokarbonischen Elementen, angeblichen Gondwana-Typen und eigenen Formen charakterisiert, und 3. das Cathaysia-Gebiet (HALLE) mit einer im Vergleich mit der Angara-Flora mehr arktokarbonisch geprägten, obwohl außerdem eigene Elemente enthaltenden Flora.

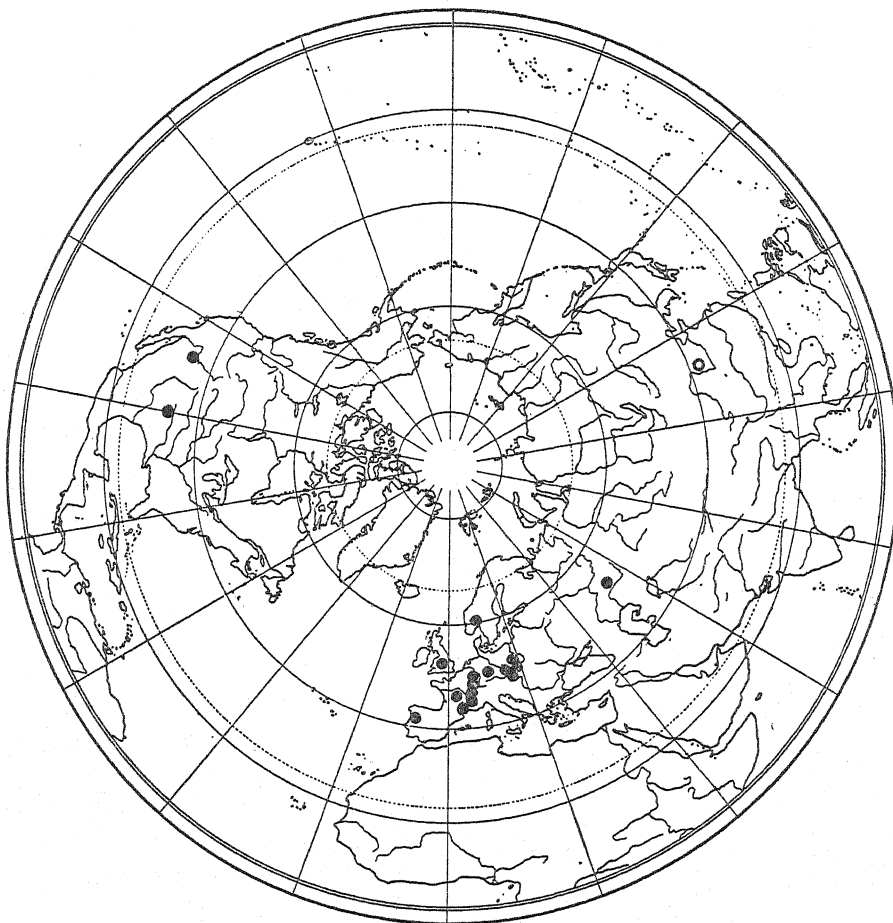


Karte A. Gesamtverbreitung der Gattung *Lebachia* (●) im Stephan und im unteren Perm. Daneben sind die Vorkommnisse von *Lebachia*-ähnlichen Walchien (○) außerhalb der Gebiete der sicher zu *Lebachia* gehörenden Arten eingetragen.

Die im speziellen Abschnitt der vorliegenden Arbeit beschriebenen Koniferen gehören fast ausschließlich dem euramerischen Gebiet an. Das massenhafte Auftreten von *Lebachia*-Arten in Zentral- und Südwest-Europa dürfte darauf hindeuten, daß hier ein großes Entwicklungszentrum dieser Gattung gewesen ist. Ein anderes war vielleicht im südwestlichen Nordamerika vorhanden. Ob die Gattung *Lebachia* dagegen in irgend einem von diesen Teilgebieten ihren Ursprung genommen und sich von dort dann ausgebreitet hat,



läßt sich kaum entscheiden. Die Annahme dürfte aber berechtigt sein, daß sie auf der großen jungpaläozoischen Kontinentalmasse (Nordatlantis) nördlich der Tethys und westlich vom Ural-Gebirge entstanden ist. Nur relativ wenige *Lebachia*-Arten hat anscheinend Nordamerika mit Europa gemeinsam gehabt, nämlich *L. Goeppertiana*, *L. parvifolia* und *L. piniformis* nebst *Walchia* (*Lebachia*?) *Schneideri* und *W.* (*Lebachia*?) *stricta*, von denen *Lebachia parvifolia* auch in Ostgrönland nachgewiesen ist [vgl. die Karten 42 (p. 347 und 43 (p. 351) bei ARLDT 1917—1922]. *W.* (*Lebachia*?) *stricta* kam in Europa, soweit bekannt, nur am Westabhang des Ural-Gebirges vor. Sonst scheinen die einzelnen Lebachien und an sie erinnernden Walchien auf kleinere Gebiete der Nordhalbkugel, in Europa bzw. Nordamerika, beschränkt gewesen zu sein.



Karte B. Gesamtverbreitung der Gattung *Ernestiodendron* (●) im Stephan und im unteren Perm. Daneben ist ein fraglicher Fundort außerhalb des sicheren Verbreitungsgebiets der Gattung eingetragen (○).

*Ernestiodendron filiciforme* war im großen ganzen ähnlich den soeben genannten *Lebachia*-Arten verbreitet — mit zahlreichen Vorkommnissen in Europa, östlich bis zum Ural reichend, und ein paar in Nordamerika. Die wenigen zu *Ernestiodendron* wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten scheinen dagegen auf Europa beschränkt gewesen zu sein. Nebenbei sei bemerkt, daß die noch wenig bekannte Gattung *Lecrosia*

mit einer Art in Europa und einer zweiten in Nordamerika vertreten war, sowie daß das Vorkommen von *Lebachia laxifolia* und *L. parvifolia*, einigen an *Lebachia* erinnernden Walchien und der europäischen Gattung *Carpentieria* im unteren Perm von Zentral-Marokko für eine damalige Landverbindung zwischen der iberischen Halbinsel und der nordwestlichen Spitze von Afrika spricht.

Im Gegensatz zum euramerischen Gebiet erscheinen das Angara-Gebiet Nordsibiriens und das Cathaysia-Gebiet an der Wende Karbon—Perm sehr arm an Koniferen. Zwar sind einige unterpermische Walchien und *Ernestiodendron filiciforme* am West- bzw. Südabhang des Ural nachgewiesen, aber, was das Innere des Angara-Gebiets betrifft, fehlen Angaben über das Vorkommen von Koniferenresten in entsprechenden Schichten bisher völlig. Aus dem Cathaysia-Gebiet kennen wir nur wenige und kümmerliche Reste, die in Nanshan und Zentral-Shansi gefunden worden sind. Sie scheinen zu *Lebachia* und *Ernestiodendron* gehört zu haben, obwohl eine sichere Bestimmung des Erhaltungszustandes wegen nicht möglich ist. Diese Funde sowie die am Ural-Gebirge deuten jedoch an, daß das Verbreitungsgebiet beider Gattungen im unteren Perm annähernd symmetrisch mit Rücksicht auf die jetzige und wohl auch damalige Pollage gewesen ist (Breitgürtelareale). Das spärliche Vorkommen von Koniferenresten in Asien dürfte wenigstens zum Teil mit Faziesverhältnissen zusammenhängen.

Die Fundorte von Lebachien und *Lebachia*-ähnlichen Walchien liegen in Europa mit Ausnahme des Ural-Gebirges zwischen 36° und 60° n. Br., in Nordafrika in ca. 34°, in der Gegend westlich des Ural-Gebirges zwischen 55° und 66°, in Asien in ca. 38° und in Nordamerika zwischen 33° und 47° n. Br. Daß aber das Verbreitungsgebiet von *Lebachia* tatsächlich noch weiter polwärts, als eben angegeben wurde, gereicht hat, zeigt der Fund von *L. parvifolia* in Ostgrönland in ca. 72,5° n. Br.

Die Gattung *Ernestiodendron* scheint weniger weit polwärts bzw. äquatorwärts vorgedrungen zu sein. In Europa befinden sich die bisher bekannten Fundorte zwischen 41° und 60° n. Br. und in Nordamerika zwischen 33,5° und 36,5°. Das etwas fragliche Vorkommen in Zentral-Schansi liegt auf einer Breite von ca. 38°. Die Funde von *Carpentieria*, *Lecrosia* und *Paleotaxites* sind sämtlich innerhalb des Verbreitungsgebietes der Lebachien gemacht.

Die Areale der dem Oberkarbon und dem unteren Perm angehörigen, nordhemisphärischen Koniferen fielen somit fast ausschließlich innerhalb der temperierten Zone (i. w. S.) der Jetztzeit. Nur hat das Areal einer einzigen *Lebachia*-Art sicher den Polarkreis ein wenig überschritten. Da die heutigen temperierten Floren sich besonders durch den Reichtum an Koniferen und deren große Verbreitung als gesellig wachsende Waldbäume von den tropischen kennzeichnen, liegt es nahe anzunehmen, daß auch die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms in temperierten und relativ periodischen Klimaten mit zur Holzbildung ausreichender Vegetationsdauer gelebt haben. Koniferen kommen zwar in der Jetztzeit auch in den Tropen vor, stellen aber dort vorzugsweise Elemente der Gebirgsfloren dar. Die Verbreitung der betreffenden fossilen Koniferen läßt daher wohl vermuten, daß im unteren Perm — im Gegensatz zu den Verhältnissen in der Karbon-Periode mit ihrem gleichmäßigeren, humideren Klima — mehr oder weniger klar abgesetzte Klimagürtel vorhanden gewesen sind und daß die Klimazonenverschiebung auch damals zirkumpolar — also nicht asymmetrisch, wie manche Autoren sich vorstellen, die daraus auf Polschwankungen schließen wollen — eingetreten ist.

Die erste reichere Entfaltung der Koniferen fiel in eine Zeit der Erdgeschichte, welche durch auffallende tektonische Unruhe und Verschärfung der Klimagegensätze charakterisiert war. Die variszischen Gebirgsbildungen im Karbon und Perm, die gleichzeitige Einengung der Meere, die große permokarbonische Vereisung der Kontinente besonders auf der Südhalbkugel sowie die zunehmende Aridität des Gesamtklimas an

der nördlichen Hemisphäre stellen miteinander zusammenhängende und teilweise einander bedingende erdgeschichtliche Umweltwandlungen dar, welche bedeutende Einflüsse auf die Pflanzenwelt ausgeübt haben müssen. Wie die Ginkgophyten schon an der Wende Karbon—Perm in der Flora der Nordhalbkugel vertreten waren, aber erst in mesozoischer Zeit eine stärkere Entwicklung erreichten, so ist — obgleich sichere Belege dafür noch fehlen — wohl anzunehmen, daß die Lebachiaceen zuerst wenigstens im Westphal aufgetaucht waren, um dann durch die wesentlich veränderten Klimaverhältnisse im oberen Oberkarbon und im unteren Perm den Anstoß zu einer fast explosiven Entfaltung zu erhalten. Für die Auffassung von einem vorstephanischen Ursprung der Lebachiaceen, insbesondere der *Lebachia* selbst, spricht ferner der Umstand, daß diese sowohl in Europa als auch in Nordamerika in stephanischen Schichten vertreten und demnach schon vor dem Ende der Karbonzeit weit verbreitet gewesen sind. Bemerkenswert sind die relative Gleichförmigkeit der Koniferenflora im unteren Perm auf der Nordhemisphäre und deren geringer Bestand an Gattungen, was damit zusammenhängen dürfte, daß die später so reich gegliederten Koniferen sich damals noch am Anfang ihrer Geschichte befanden.

Nach einem Aufblühen von verhältnismäßig kurzer Dauer verschwanden die Lebachiaceen und die übrigen oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen oder koniferenähnlichen Typen schon zur Mitte der Permperiode. Wir haben hier eine auffallende Diskontinuität in der Geschichte dieser Pflanzengruppe vor uns, welche zum Teil auf fortgesetzte erdgeschichtliche Umwandlungen zurückzuführen ist. Wie besonders der Bau der weiblichen Zapfen zeigt, leiten aber die oberpermischen und triassischen Koniferen ihren Ursprung aus dem gleichen Formkomplex wie die oberkarbonisch-unterpermischen Typen. Es handelt sich also nicht nur um Sukzession, sondern entschieden auch um Evolution (vgl. HERIBERT-NILSSON 1941, p. 21).

Wie mehrere Forscher und kürzlich auch von BÜLOW (1943, p. 361) hervorhebt, ist der Übergang zu der für das Mesophytikum im Sinne GOTHAN'S (1924) bezeichnenden Gymnospermenherrschaft — von den Pteridospermen des Paläophytikums, die nach PULLE (1937) eine eigene Unterabteilung der Samenpflanzen bilden, sowie von den Cordaiten wird dabei abgesehen — als eine Auswirkung kon- und nachvariszischer Klimaänderung aufzufassen. Da ein scharfer Schnitt zwischen Rotliegend- und Zechsteinflora nicht generell, sondern nur in Europa besteht, hat von BÜLOW (1941, p. 427) in Frage gestellt, ob man nicht auch die Flora des unteren Perms zum Mesophytikum stellen könnte. Nach ihm würde neben dem Erlöschen der für das Paläophytikum kennzeichnenden Pteridophyten, Pteridospermen und Cordaiten das Auftreten der Koniferen und Ginkgophyten dazu berechtigen. Ein neues Weltalter in der Erdgeschichte wäre eher mit dem Auftreten neuer Formen als erst mit dem endgültigen Verschwinden der Reste aus früherer Zeit beginnen zu lassen. Ohne hier zu dem Vorschlag von BÜLOW'S Stellung nehmen zu wollen, möchte ich bemerken, daß er gewissermaßen mit dem Verhalten der Koniferen in Einklang steht, da diese, obwohl auch schon zu etwas älterer Zeit vorhanden, an der Wende Karbon—Perm sich zum ersten Mal reich entfaltet hatten. Das Mesophytikum oder die Gymnospermenzeit würde darnach von der Untergrenze des Rotliegenden bis zur Grenze zwischen Unter- und Oberkreide gedauert haben, wo es von dem Känophytikum oder der Angiospermenzeit abgelöst wurde.

---

# Literaturverzeichnis

## zu Heft 6—8.

- AASE, H. C., 1915: Vascular anatomy of the megasporophylls of Conifers. — Bot. Gaz., Vol. LX. Chicago, Ill.
- AFFOURTIT, M. F. A. & LA RIVIERE, H. C. C., 1915: On the ribbing of the seeds of *Ginkgo*. — Ann. of Bot., Vol. XXIX. London.
- ANTEVS, E., 1916: Das Fehlen resp. Vorkommen der Jahresringe in paläo- und mesozoischen Hölzern und das klimatische Zeugnis dieser Erscheinungen. — Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., Bd. 38. Stockholm.
- , — 1917: Die Jahresringe der Holzgewächse und die Bedeutung derselben als klimatischer Indikator. — Progressus Rei Botanicae, Bd. 5, Jena.
- , — 1919: Die liassische Flora des Hörsandsteins. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 59, No. 8. Stockholm.
- , — 1925: The climatological significance of annual rings in fossil woods. — Amer. Journ. Sci., 5. Ser., Vol. IX. New Haven, Conn.
- ANTOINE, F., 1857: Die Cupressineen-Gattungen *Arceuthos*, *Juniperus* und *Sabina*, H. 1. — Wien.
- ARBER, A., 1918: The phyllode theory of the Monocotyledonous leaf, with special reference to anatomical evidence. — Ann. of Bot., Vol. XXXII. London.
- , — 1930: Root and shoot in the Angiosperms: a study of morphological categories. — New Phyt., Vol. XXIX. London.
- ARBER, E. A. N., 1921: Devonian floras, a study of the origin of the *Cormophyta*. — Cambridge.
- ARCANGELL, G., 1880: Sur la structure de la fleur femelle des Conifères, et sur la question de la gymnospermie. — C. R. Congr. Intern. de Bot. et d'Hort. à Paris 1878. Paris.
- ARLDT, TH., 1917—1922: Handbuch der Palaeogeographie. Bd. I—II. — Leipzig.
- ARNOLD, C. A., 1930: The genus *Callixylon* from the Upper Devonian of Central and Western New York. — Papers Michigan Acad. Sci., Arts & Letters, Vol. XI (1929). Ann Arbor, Mich.
- , — 1931: On *Callixylon Newberryi* (DAWSON) ELKINS et WIELAND. — Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan, Vol. III. Ann Arbor, Mich.
- , — 1941: Some Paleozoic plants from Central Colorado and their stratigraphic significance. — Ibidem, Vol. VI. (Nicht gesehen.)
- BAILEY, I. W., 1925: Some salient lines of specialization in tracheary pitting. I. *Gymnospermae*. — Ann. of Bot., Vol. XXXIX. London.
- , — 1933: The cambium and its derivative tissues. VII. Problems in identifying the wood of Mesozoic *Coniferae*. — Ibidem, Vol. XLVII.
- BAILEY, I. W. & FAULL, A. F., 1934: The cambium and its derivative tissues. No. IX. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods. — Journ. Arnold Arboret., Vol. XV. Jamaica Plain, Mass.
- BAILLON, H., 1860: Recherches organogéniques sur la fleur femelle des Conifères. — Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. IV, T. XIV. Paris. (Auch in Adansonia, T. I, Paris 1860.)
- , — 1864: Nouvelles recherches sur la fleur femelle des Conifères. — Adansonia, T. V. Paris.
- , — 1874: Sur l'organogénie florale des *Podocarpus*. — C. R. Assoc. Franç. pour l'Avancem. des Sci., 2. Sess. (Lyon 1873). — Paris.
- BAKER, R. T. & SMITH, H. G., 1910: A research on the pines of Australia. — Technol. Mus. N.S.Wales. Sydney.
- BANNAN, M. W., 1934: Origin and cellular character of xylem rays in Gymnosperms. — Bot. Gaz., Vol. XCVI. Chicago, Ill.
- , — 1936: Vertical resin ducts in the secondary wood of the *Abietineae*. — New Phyt., Vol. XXXV. London.
- , — 1937: Observations on the distribution of xylem-ray tissue in Conifers. — Ann. of Bot., N. Ser., Vol. I. Oxford.
- BARNARD, C., 1926: Preliminary note on branch fall in the *Coniferales*. — Proc. Linn. Soc. N.S.Wales, Vol. LI, Part II. Sydney.

- BARTHELMESS, A., 1935: Über den Zusammenhang zwischen Blattstellung und Stelenbau unter besonderer Berücksichtigung der Koniferen. — Bot. Archiv, Bd. 37. Leipzig.
- BARTLETT, A. W., 1913: Note on the occurrence of an abnormal bisporangiate strobilus of *Larix europaea*, DC. — Ann. of Bot., Vol. XXVIII. London.
- BAYER, A., 1908: Zur Deutung der weiblichen Blüten der Cupressineen, nebst Bemerkungen über *Cryptomeria*. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XXIII, Abt. 1. Dresden-N.
- BEAUVÉRIE, J., 1933: Les Gymnospermes vivantes et fossiles. — Lyon.
- BECK VON MANNAGETTA und LERCHENAU, G., 1917: Wacholderbeeren mit entblößten Samen. — Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Bd. CXXV, Abt. 1. Wien.
- BEHRENS, J., 1886: Über die anatomischen Beziehungen zwischen Blatt und Rinde der Coniferen. — Inaug.-Diss. Univ. Kiel. Osterode a. Harz.
- BENSON, M., 1921: The grouping of vascular plants. — New Phyt., Vol. XX. London.
- BERNARD, CH., 1907: Le bois centripète dans les bractées et dans les écailles des Conifères. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XXII. Dresden-N.
- BERRY, E. W., 1920: Paleobotany: a sketch of the origin and evolution of floras. — Smithsonian Report for 1918. Washington, DC.
- BERTRAND, C. E., 1878: Etude sur les téguments séminaux des végétaux phanérogames gymnospermes. — Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 6, T. VII. Paris.
- , — 1898: Les charbons humiques et les charbons de purins. — Trav. & Mém. Univ. Lille, T. VI, No. 21. Lille.
- , — 1899: Remarques sur la structure des grains de pollen de *Cordaïtes*. — C. R. Assoc. Franç. pour l'Avancem. des Sci., 27. Sess. (Nantes), 2. Partie. Paris.
- , — 1908: La spécification des *Cardiocrarpus* de la collection B. RENAULT. — Bull. Soc. Bot. France, T. 55 (Sér. 4, T. VIII). Paris.
- , — 1911: Le bourgeon femelle des *Cordaïtes* d'après les préparations de BERNARD RENAULT. — Bull. Soc. Sci. Nancy. Nancy.
- BESSEY, C. E., 1902: The morphology of the pine cone. — Bot. Gaz., Vol. XXXIII. Chicago, Ill.
- BORGMAN, J. A., 1879: Studier öfver barkens inre byggnad i coniferernas stam. — Lunds Univ. Årsskr., Bd. XIV. Lund. (Auch als Inaug.-Diss. Univ. Lund erschienen.)
- BOWER, F. O., 1884: On the comparative morphology of the leaf in the Vascular Cryptogams and Gymnosperms. — Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 175. London.
- , — 1904: Studies in the morphology of spore-producing members. No. V. General comparisons and conclusion. — Ibidem, Ser. B, Vol. 196.
- , — 1908: The origin of a land flora. — London.
- , — 1917: On leaf-architecture as illuminated by a study of *Pteridophyta*. — Trans. R. Soc. Edinb., Vol. LI, Part III. Edinburgh.
- , — 1930: Size and form in plants. — London.
- , — 1935: Primitive land plants, also known as the *Archegoniatae*. — London.
- BRAUN, A., 1854: Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Species. — Abhandl. K. Akad. Wiss. zu Berlin (1853). Berlin.
- , — 1870: Über eine Mißbildung von *Podocarpus chinensis*. — Monatsber. K. Preuß. Akad. Wiss. Berlin.
- BRAUN, F., 1847: Die fossilen Gewächse aus den Gränzschichten zwischen dem Lias und Keuper des neu aufgefundenen Pflanzenlagers in dem Steinbruche von Veitlahm bei Culmbach. — Flora, 2. Reihe, Jg. V. Regensburg.
- BREDEMANN, G. & KÖTTER, W., 1931: Zur Entwicklungsgeschichte der Wacholderbeeren (*Fructus Juniperi*). — Arch. d. Pharmazie (und Ber. Deutsch. Pharmazeut. Ges.), Bd. 269. Berlin.
- BRONGNIART, A., 1828a: Essai d'une flore du grès bigarré. — Ann. Sci. Nat., T. XV. Paris.
- , — 1828b: Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. — Strasbourg.
- , — 1849: Tableau des genres de végétaux fossiles considérés sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution géologique. — Dictionnaire universel d'Histoire naturelle. Paris.
- , — 1871: Note sur la constitution du cône des Conifères. — Bull. Soc. Bot. France, T. XVIII. Paris.
- , — 1881: Recherches sur les graines fossiles silicifiées. — Paris.

- BRONGNIART, A. & GRIS, A., 1871: Supplément aux Conifères de la Nouvelle-Calédonie. — Bull. Soc. Bot. France, T. XVIII. Paris.
- BROOKS, F. T. & STILES, W., 1910: The structure of *Podocarpus spinulosus* (SMITH) R. BR. — Ann. of Bot., Vol. XXIV. London.
- BROWN, R., 1866: On the structure of the female flower in *Cycadeae* and *Coniferae*. — In „The miscellaneous works of R. BROWN“, Vol. I, Part II. London.
- BROWNE, I., 1909: The phylogeny and inter-relationships of the *Pteridophyta*. — New Phyt. Reprint, No. 3. London.
- , — 1935: Some views on the morphology and phylogeny of the leafy vascular sporophyte. — Bot. Review, Vol. 1. Lancaster, Pa.
- BUCHHOLZ, J. T., 1939: The generic segregation of the Sequoias. — Amer. Journ. of Bot., Vol. 26. Lancaster, Pa.
- BUGNON, P., 1922: L'origine phylogénique des plantes vasculaires d'après LIGNIER et la nouvelle classe des *Psilophytales*. — Bull. Soc. Linn. Normandie, Sér. 7, Vol. 4 (1921). Caen.
- , — 1925: La dichotomie cotylédonaire, caractère ancestral. — Bull. Soc. Bot. France, T. LXXII. Paris.
- VON BÜLOW, K., 1941: Grundsätzliches zur Gliederung der erdgeschichtlichen Zeitfolge. — Zschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 93, H. 7—8. Berlin.
- , — 1943: Die Entwicklung der Pflanzenwelt im erdgeschichtlichen Rahmen. — Ibidem, Bd. 95, H. 7—8.
- BURLINGAME, L. L., 1914: The morphology of *Araucaria brasiliensis*. II. The ovulate cone and female gametophyte. — Bot. Gaz., Vol. LVII. Chicago, Ill.
- BURTT, A. H., 1899: Über den Habitus der Coniferen. — Inaug.-Diss. Univ. Tübingen. Tübingen.
- BÜSGEN, M., 1917: Bau und Leben unserer Waldbäume. 2. Aufl. Jena.
- CAMUS, A., 1914: Les cyprès (genre *Cupressus*). — Paris.
- CAROTHERS, E., 1907: Development of ovule and female gametophyte in *Ginkgo biloba*. — Bot. Gaz., Vol. XLIII. Chicago, Ill.
- CARPENTIER, A., 1930: Observations sur quelques bois à „zones annuelles“ trouvés dans le permien d'Autun. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles, Ser. B, T. L. Louvain.
- , — 1935: Études paléobotaniques sur le groupe de la Sakoa et le groupe de la Sakamena (Madagascar). — Ann. Géol. Serv. des Mines Gouvern. Général de Madagascar et Dépendances, Fasc. V. Tananarive.
- , — 1936: Additions à l'étude de la flore du groupe de la Sakamena (Madagascar). — Ibidem, Fasc. VI.
- CARRUTHERS, W., 1866: On Araucarian cones from the Secondary beds of Britain. — Geol. Mag., Vol. III. London.
- , — 1872: Notes on some fossil plants. — Ibidem, Vol. IX.
- CASPARY, R., 1860: De Abietinearum CARR. floris feminei structura morphologica. — Diss. Univ. Königsberg. Königsberg. (Auch in Ann. Sci. Nat. Bot., 4. Sér., T. XIV, 1860, Paris.)
- ČELAKOVSKÝ, L., 1879: Zur Gymnospermie der Coniferen. — Flora, Bd. 62. Regensburg.
- , — 1882: Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen. Nebst einem morphologischen Excurse über die weiblichen Blüten der Coniferen. — Abhandl. K. Böhm. Ges. Wiss., VI. Folge, Bd. 11. Prag.
- , — 1883: Untersuchungen über die Homologien der generativen Produkte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefäßkryptogamen. — Jahrb. wiss. Bot., Bd. XIV. Berlin.
- , — 1890: Die Gymnospermen. Eine morphologisch-phylogenetische Studie. — Abhandl. K. Böhm. Ges. Wiss., 7. Folge. Prag.
- , — 1897: Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen. — ENGLER's Bot. Jahrb., Bd. 24. Leipzig.
- , — 1900a: Neue Beiträge zum Verständnis der Fruchtschuppe der Coniferen. — Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXXV. Leipzig.
- , — 1900b: Die Vermehrung der Sporangien von *Ginkgo biloba* L. — Österr. Bot. Zschr., Bd. L. Wien.
- , — 1903: O homologiích ženských květů rostlin jehličnatých. — Rozpravy České Akad. Cís. Františka Josefa, Trída II, Roč. XII. Prag.
- CHADEFAUD, M., 1936: L'origine cycadéenne des Angiospermes et la classification générale des Phanérogames. — Bull. Soc. Bot. France, T. LXXXIII. Paris.
- CHALON, J., 1912: Anomalie chez l'*Araucaria excelsa* CARR. — Bull. Soc. Bot. Belgique, T. 48 (1911). Bruxelles.
- CHAMBERLAIN, CH. J., 1935: Gymnosperms, structure and evolution. — Chicago, Ill.
- CHAUVEAUD, G., 1904: Origine secondaire du double faisceau foliaire chez les Sapins (*Abies*) et les Pins (*Pinus*). — Ann. Sci. Nat. Bot., 8. Sér., T. XIX. Paris.
- CHODAT, R., 1915: Sur la valeur morphologique de l'écaille dans le cône du *Pinus Laricio*. — Bull. Soc. Bot. Genève, 2. Sér., Vol. VII. Genève.



- , — 1929: Some facts of morphological continuity as shown by a comparison of fossil and living plants. — Proc. Intern. Congr. Plant Sci., Vol. 1. Menasha, Wis.
- CHURCH, A. H., 1920: Form-factors in *Coniferae*. — Oxford Bot. Memoirs, Nr. 9. Oxford.
- CLINTON-BAKER, H. & JACKSON, A. B., 1935: Illustrations of new Conifers. — Hertford.
- COKER, W. C., 1903: On the gametophytes and embryo of *Taxodium*. — Bot. Gaz., Vol. XXXVI. Chicago, Ill.
- COMPTON, R. H., 1911: Xerophily in the *Coniferae* and Microphylls. — New Phyt., Vol. X. London.
- , — 1922: A systematic account of the plants collected in New Caledonia and the Isle of Pines by Mr. R. H. COMPTON, M. A., in 1914. Part II: Gymnosperms. — Journ. Linn. Soc. Bot., Vol. XLV. London.
- CONRAD, E., 1910: Beiträge zur Morphologie und Anatomie von *Agathis (Dammara) Brownii*. — Inaug.-Diss. Leipzig.
- CORRENS, C., 1928: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. — In BAUR, E. & HARTMANN, M., „Handbuch der Vererbungswissenschaft“, Bd. II. Berlin.
- COSTER, CH., 1927: Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen. I—II. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Vol. XXXVII und Vol. XXXVIII. Leide.
- COULTER, J. M., 1909: Evolutionary tendencies among Gymnosperms. — Bot. Gaz., Vol. XLVIII. Chicago, Ill.
- COULTER, J. M. & CHAMBERLAIN, CH. J., 1917: Morphology of Gymnosperms. — Chicago, Ill.
- COULTER, J. M. & LAND, W. J. G., 1905: Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*. — Bot. Gaz. Vol. XXXIX. Chicago, Ill.
- DÄNIKER, A. U., 1941: Die Tendenz zur Fruchtbildung bei einer Gymnosperme, *Dacrydium araucarioides* BRONGNIART et GRIS. — Ber. Schweizer. Bot. Ges., Bd. 51. Bern.
- DARRAH, W. C., 1939: Textbook of Paleobotany. — New York.
- , — 1940: The fossil flora of Iowa coal balls. III. *Cordaitanthus*. — Bot. Mus. Leaflets, Harvard Univ., Vol. 8, No. 1. Cambridge, Mass.
- DAUGHERTY, L. H., 1941: The Upper Triassic flora of Arizona. — Publ. Carn. Inst. Wash., No. 526. Washington, DC.
- DELPINO, F., 1889: Osservazioni e note botaniche. Decuria prima. IX. Sull'affinità delle Cordaitee. — Malpighia, Anno III, Fasc. VIII. Genova.
- DICKSON, A., 1860: Observations on some bisexual cones occurring in the Spruce Fir (*Abies excelsa*). — Edinb. New Philos. Journ., N. Ser., Vol. XII. Edinburgh. (Auch in Trans. Bot. Soc. Edinb., Vol. VI, Edinburgh 1860, erschienen.)
- , — 1861: Observations upon the morphological constitution of certain Abietineous cones. — Ibidem, N. Ser., Vol. XIII. (Auch in Trans. Bot. Soc. Edinb., Vol. VII, Edinburgh 1863, erschienen.)
- , — 1862: Mémoires sur la fleur des Conifères. — Adansonia, T. II. Paris.
- , — 1863: On some of the stages of development in the female flower of *Dammara australis*. — Trans. Bot. Soc. Edinb., Vol. VII. Edinburgh.
- DIELS, L., 1906: Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. — Berlin.
- , — 1921: Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen. — In ABDERHALDEN, E., „Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden“, Abt. XI, Teil 1, H. 2. Berlin und Wien.
- DLUHOSCH, H., 1937: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Mikrosporophyllgestaltung der Coniferen. — In HIRMER, M., „Die Blüten der Coniferen“, III. Bibl. Bot., H. 114, Lief. 3. Stuttgart.
- DOAK, C. C., 1935: Evolution of foliar types, dwarf shoots, and cone scales of *Pinus*. — Univ. Illinois Bull., Vol. XXXII, No. 49. Urbana, Ill.
- DOYLE, J., 1918: Observations on the morphology of *Larix leptolepis*. — Sci. Proc. R. Dublin Soc., N. Ser., Vol. XV, No. 28. Dublin.
- , — 1926: Notes on the staminate cone of *Larix leptolepis*. — Proc. R. Irish Acad., Vol. XXXVII, Sect. B, No. 18. Dublin.
- , — 1927: A bi-sporangiate strobilus in *Pseudotsuga*. — Ann. of Bot., Vol. XLI. London.
- , — 1934: The columella in the cone of *Diselma*. — Ibidem, Vol. XLVIII.
- DOYLE, J. & O'LEARY, M., 1934: Abnormal cones of *Fitzroya* and their bearing on the nature of the Conifer strobilus. — Sci. Proc. R. Dublin Soc., N. Ser., Vol. 21, No. 3. Dublin.
- , — & —, — 1935: Pollination in *Saxegothaea*. Pollination in *Pinus*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Pseudotsuga*, and *Larix*. — Ibidem, Vol. 21. Nos. 19 & 21.
- , — & SAXTON, W. T., 1933: Contributions to the life-history of *Fitzroya*. — Proc. R. Irish Acad., Vol. XLI, Sect. B, No. 15. Dublin.
- DUBOIS, G., 1938: Pollen et phylogénie chez les Abiétinées. — Bull. Soc. Hist. Natur. de Toulouse, T. LXXII. Toulouse.
- , — 1939: Intérêt évolutif du pollen des Abiétinées. — Chron. Bot., Vol. V. Leiden.

- DUPLER, A. W., 1917: The gametophytes of *Taxus canadensis* MARSH. — Bot. Gaz., Vol. LXIV. Chicago, Ill.
- , — 1919: Staminate strobilus of *Taxus canadensis*. — Ibidem, Vol. LXVIII.
- , — 1920: Ovuliferous structures of *Taxus canadensis*. — Ibidem, Vol. LXIX.
- EAMES, A. J., 1913: The morphology of *Agathis australis*. — Ann. of Bot., Vol. XXVII. London.
- , — 1936: Morphology of vascular plants. Lower groups (*Psilophytales* to *Filicales*). — New York & London.
- , — & MAC DANIELS, L. H., 1925: An Introduction to Plant Anatomy. — New York.
- ECKHOLD, W., 1921: Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Coniferen. — Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. Berlin.
- EICHLER, A. W., 1862: Über die Bedeutung der Schuppen an den Fruchtzapfen der Araucarien. — Flora, Jg. 45. Regensburg.
- , — 1863: Excursus morphologicus de formatione florum Gymnospermarum. — Ann. Sci. Nat. Bot., 4. Sér., T. XIX. Paris.
- , — 1875: Blüthendiagramme. Erster Theil. — Leipzig.
- , — 1882a: Über die weiblichen Blüthen der Coniferen. — Monatsber. K. Preuß. Akad. Wiss. Berlin, Jg. 1881. Berlin.
- , — 1882b: Ueber Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen. — Sitz.-Ber. K. Preuß. Akad. Wiss. Berlin, Jg. 1882. Berlin.
- , — 1882c: Ueber eine Abhandlung von L. ČELAKOVSKY betitelt „Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen“. — Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, Jg. 1882. Berlin.
- ELLIOTT, J. H., 1937: The development of the vascular system in evergreen leaves more than one year old. — Ann. of Bot., N. Sér., Vol. I. Oxford.
- ELTRINGHAM, W., 1936: *Cordaitanthus*. — The Vasculum (North Country Quaterly of Science and Local History), Vol. XXII, No. 2. Newcastle-on-Tyne.
- ENDLICHER, S., 1847: Synopsis Coniferarum. — Sangalli.
- ENGELMANN, G., 1882: On the female flowers of the *Coniferae*. — Amer. Journ. Sci., 3. Ser., Vol. XXIII. New Haven, Conn.
- ENGLER, A., 1926: Prinzipien der systematischen Anordnung der Pflanzenfamilien mit besonderer Berücksichtigung der Angiospermen. — In ENGLER, A., „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, 2. Aufl., Bd. 14a. Leipzig.
- ERDTMAN, G., 1943: An introduction to pollen analysis. — Waltham, Mass.
- ESSNER, B., 1883: Ueber den diagnostischen Werth der Anzahl und Höhe der Markstrahlen bei den Coniferen. — Abhandl. Naturforsch. Ges. zu Halle, Bd. XVI. Halle a. d. Saale.
- FAVRE, E., 1865: Recherches sur la fleur femelle du *Podocarpus sinensis*. — Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 5, T. III. Paris.
- FEISTMANTEL, O., 1879: The fossil flora of the Gondwana system, Vol. III (Lower Gondwanas). Part 1: The flora of the Talchir-Karharbari beds. — Mem. Geol. Surv. India (Palaeontologia Indica), Ser. XII. Calcutta.
- , — 1881: The fossil flora of the Gondwana system, Vol. III (Lower Gondwanas). Part 2—3: The flora of the Damuda-Panchet divisions. — Ibidem.
- FEUSTEL, H., 1921: Anatomie und Biologie der Gymnospermenblätter. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XXXVIII, Abt. II, H. 2. Dresden-N.
- FIRTION, F., 1936: Note sur quelques gisements fossilifères du grès à *Voltzia* d'Alsace. — Bull. Serv. Carte Géol. d'Alsace et de Lorraine, T. III. Orléans.
- FLICHE, P. & ZEILLER, R., 1910: Flore fossile du Trias en Lorraine et Franche-Comté. — Bull. Soc. Sci. de Nancy. Nancy.
- FLORIN, R., 1922: The geological history of the *Sciadopitineae*. — Svensk Bot. Tidskr., Bd. 16, H. 2. Uppsala.
- , — 1927: Preliminary descriptions of some Palaeozoic genera of *Coniferae*. — Arkiv f. Bot., Bd. 21 A, No. 13. Uppsala.
- , — 1929a: Palaeozoic conifers. — Proc. Intern. Congr. Plant Sci., Vol. I. Menasha, Wis.
- , — 1929b: Über einige Algen und Koniferen aus dem mittleren und oberen Zechstein. — Senckenbergiana, Bd. 11. Frankfurt a. M.
- , — 1930a: Die Koniferengattung *Libocedrus* ENDL. in Ostasien. — Svensk Bot. Tidskr., Bd. 24, H. 1. Uppsala.
- , — 1930b: *Pilgerodendron*, eine neue Koniferengattung aus Süd-Chile. — Ibidem, Bd. 24, H. 1.
- , — 1931: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales*. Erster Teil: Morphologie und Epidermisstruktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 3. Ser., Bd. 10. Stockholm.
- , — 1933a: Zur Kenntnis der paläozoischen Pflanzengattungen *Lesleya* LESQUEREUX und *Megalopteris* DAWSON. — Arkiv f. Bot., Bd. 25 A, No. 19. Stockholm.
- , — 1933b: Studien über die *Cycadales* des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der *Bennettitales*. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 3. Ser., Bd. 12, No. 5. Stockholm.
- , — 1933c: Die Spaltöffnungsapparate der *Williamsonia*-, *Williamsoniella*- und *Wielandiella*-Blüten (*Bennettitales*). — Arkiv f. Bot., Bd. 25 A, No. 15. Stockholm.

- , — 1934: Die Spaltöffnungsapparate von *Welwitschia mirabilis* HOOK. f. — Svensk Bot. Tidskr., Bd. 28, H. 2. Uppsala.
- , — 1936 a: Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche *Cordaitales* mesozoischen Alters. Teil I—II. — Palaeontographica, Bd. LXXXI, Abt. B & Bd. LXXXII, Abt. B. Stuttgart.
- , — 1936 b: On the structure of the pollen-grains in the *Cordaitales*. — Svensk Bot. Tidskr., Bd. 30, H. 3. Uppsala.
- , — 1937: On the morphology of the pollen-grains in some Palaeozoic Pteridosperms. — Ibidem, Bd. 31, H. 3.
- , — 1938—1947: Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. Heft 1—8. — Palaeontographica, Bd. LXXXV, Abt. B. Stuttgart.
- , — 1939: The morphology of the female fructifications in Cordaites and Conifers of Palaeozoic age. — Bot. Notiser. Lund.
- , — 1940 a: On *Walkomia* (= *Walkomiella*) n. gen., a genus of Upper Palaeozoic Conifers from Gondwanaland. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 3. Ser., Bd. 18, No. 5. Stockholm.
- , — 1940 b: On the occurrence of the genus *Sphenobaiera* (*Ginkgoales*) in the Tertiary of South Chile. — Revista Universitaria (Univ. Catól. de Chile), Año XXV, No. 3. Santiago de Chile.
- , — 1940 c: The Tertiary fossil Conifers of South Chile and their phytogeographical significance, with a review of the fossil Conifers of southern lands. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 3. Ser., Bd. 19, No. 2. Stockholm.
- FRENTZEN, K., 1922: Die Keuperflora Badens. — Verhandl. Naturhist. Ver. Karlsruhe, Bd. 28. Karlsruhe.
- , — 1931 a: Studien über die fossilen Hölzer der Sammelgattung *Dadoxylon* ENDL., Teil I—II. — Abhandl. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., No. 16 bzw. No. 19. Berlin & Leipzig.
- , — 1931 b: Die paläogeographische Bedeutung des Auftretens von Zuwachszonen (Jahresringen) bei Hölzern der Sammelgattung *Dadoxylon* ENDL. aus dem Carbon und dem Rotliegenden des Oberrheingebietes. — Centralbl. f. Miner., Geol. usw., Jg. 1931, Abt. B. Stuttgart.
- , — 1931 c: Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschland. VII. Nochmals die Carbonflora von Baden-Baden. — Jahresber. u. Mitteil. Oberrhein. Geol. Ver. Karlsruhe.
- FUJII, K., 1896: On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba*, L. — Bot. Mag. Tokyo, Vol. X. Tokyo.
- GEINITZ, H. B., 1880: Nachtraege zur Dyas. I. — Mitteil. K. Miner.-Geol. u. Praehist. Mus. Dresden, H. 3. Cassel.
- GERRY, E., 1910: The distribution of the „Bars of SANIO“ in the *Coniferales*. — Ann. of Bot., Vol. XXIV. London.
- GEYLER, H. T., 1867—1868: Ueber den Gefäßbündelverlauf in den Laubblattregionen der Coniferen. — Jahrb. wiss. Bot., Bd. VI. Leipzig.
- GHOSE, S. L., 1924 a: A contribution to the morphology of *Agathis ovata* (MOORE) WARB. — Journ. Indian Bot. Soc., Vol. IV, No. 3. Madras.
- , — 1924 b: The origin and relationships of the *Araucarineae*. — Ibidem, Vol. IV, No. 3.
- GIBBS, L. S., 1912: On the development of the female strobilus in *Podocarpus*. — Ann. of Bot., Vol. XXVI. London.
- , — 1914: A contribution to the flora and plant formations of Mount Kinabalu and the highlands of British North Borneo. — Journ. Linn. Soc. Bot., Vol. XLII. London.
- , — 1917: A contribution to the phytogeography and flora of the Arfak Mountains, etc., Dutch N.W. New Guinea. — London.
- GLÜCK, H., 1895: Die Sporophyllmetamorphose. — Flora, Bd. 80. Marburg.
- GOEBEL, K., 1882: Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie. — Leipzig.
- , — 1884: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. — In SCHENK, A., „Handbuch der Botanik“, Bd. III. Breslau.
- , — 1902: Morphologische und biologische Bemerkungen. 13. Ueber die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen. — Flora, Bd. 91. Marburg.
- , — 1908: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. — Leipzig & Berlin.
- , — 1922: Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. — Bot. Abhandl., H. 1. Jena.
- , — 1923: Organographie der Pflanzen. 2. Aufl., III. Teil, 2. Heft. — Jena.
- , — 1928: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., I. Teil (Allgemeine Organographie). — Jena.
- , — 1930: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., II. Teil. — Jena.
- , — 1932: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., III. Teil (Samenpflanzen), 1. Hälfte. — Jena.
- GOLDRING, W., 1921: Annual rings of growth in Carboniferous wood. — Bot. Gaz., Vol. LXXII. Chicago, Ill.
- GORDON, W. T., (1934) 1935: The genus *Pitya*, WITHAM emend. — Trans. R. Soc. Edinb., Vol. LVIII, Part 2. Edinburgh.

- GOTHAN, W., 1904: Die Jahresringbildung bei den Araucaritenstämmen in Beziehung auf ihr geologisches Alter. — Naturwiss. Wochenschrift, N. F., Bd. III. Jena.
- , — 1905: Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. — Abhandl. K. Preuß. Geol. Landesanst., N. F., H. 44. Berlin.
- , — 1907: Über die Wandlungen der Hoftüpfelung bei den Gymnospermen im Laufe der geologischen Epochen und ihre physiologische Bedeutung. — Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin. Berlin.
- , — 1908: Die Frage der Klimadifferenzierung im Jura und in der Kreideformation im Lichte paläobotanischer Tatsachen. — Jahrb. K. Preuß. Geol. Landesanst., Bd. XXXIX. Berlin.
- , — 1910: Die fossilen Holzreste von Spitzbergen. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 45, No. 2. Uppsala & Stockholm.
- , — 1911: Die Jahresringlosigkeit der paläozoischen Bäume und die Bedeutung dieser Erscheinung für die Beurteilung des Klima dieser Perioden. — Naturwiss. Wochenschrift, N. F., Bd. X. Jena.
- , — 1920: H. POTONIE's Lehrbuch der Paläobotanik. 2. Aufl. Berlin.
- , — 1924: Palaeobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt. — In W. SOERGEL, „Fortschritte der Geologie und Palaeontologie“, H. 8. Berlin.
- , — 1925: Sobre restos de plantas fósiles procedentes de la Patagonia. — Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba, T. XXVIII. Buenos Aires.
- , — 1927: Fossile Pflanzen aus den Karru-Schichten der Umgebung des Ulugurugabirges in Deutsch-Ostafrika. — Palaeontographica, Suppl. VII. Stuttgart.
- , — 1937 a: Zwei interessante Funde von Rotliegendepflanzen in Thüringen. — Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. f. 1936, Bd. LVII. Berlin.
- , — 1937 b: Die Frage des Synchronismus der Perm- und Stephan-Floren und ihre Charakteristika. — C. R. II. Congr. l'avancem. des études de Stratigraphie Carbonifère (Heerlen 1935), T. I. Maastricht.
- , — 1937 c: Geobotanische Provinzen im Karbon und Perm. — Ibidem, T. I.
- GOTHAN, W. & GIMM, O., 1930: Neuere Beobachtungen und Betrachtungen über die Flora des Rotliegenden von Thüringen. — Arbeiten d. Inst. f. Paläobot. u. Petrogr. d. Brennst. herausgeg. v. d. Preuß. Geol. Landesanst., Bd. 2, H. 1. Berlin.
- GOTHAN, W. & NAGALHARD, K., 1922: Kupferschieferpflanzen aus dem niederrheinischen Zechstein. — Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. f. 1921, Bd. XLII, H. 1. Berlin.
- GRAND'EURY, F. C., 1877: Flore carbonifère du Département de la Loire et du centre de la France. — Paris.
- GRÉGOIRE, V., 1935: Sporophylles et organes floraux, tige et axe floral. — Rec. Trav. Bot. Néerl. Vol. XXXII, Livr. II. Amsterdam.
- GRIMM, P. & RUSHTON, W., 1911: The structure of the wood of East Indian species of *Pinus*. — Journ. Linn. Soc., Bot., Vol. XLI. London.
- DE HAAN, H. R. M., 1920: Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. — Rec. Trav. Bot. Néerl., Vol. XVII, Livr. 4. Groningen.
- HAGERUP, O., 1933: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. — Kgl. Danske Vidensk. Selskab, Biol. Meddel., Bd. X, No. 7. København.
- , — 1934: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch *Gnetales* und *Coniferae*. — Ibidem, Bd. XI, No. 4.
- , — 1936: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch *Gnetales* und *Coniferae*. II. *Centrospermae*. — Ibidem, Bd. XIII, No. 6.
- HALLE, T. G., 1913 a: The Mesozoic flora of Graham Land. — In „Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901–1903 unter Leitung von Dr. OTTO NORDENSKJÖLD“, Bd. III, Lief. 14. Stockholm.
- , — 1913 b: Some Mesozoic plant-bearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 51, No. 3. Uppsala & Stockholm.
- , — 1916: Lower Devonian plants from Røragen in Norway. — Ibidem, Bd. 57, No. 1.
- , — 1936: On *Drepanophycus*, *Protolpidodendron* and *Protopteridium*, with notes on the Palaeozoic flora of Yunnan. — Palaeontologia Sinica, Ser. A, Vol. 1, Fasc. 4. Nanking.
- , — 1937 a: The position and arrangement of the spore-producing members of the Palaeozoic Pteridosperms. — C. R. II. Congr. pour l'avancem. des études de Stratigraphie Carbonifère (Heerlen 1935), T. I. Maastricht.
- , — 1937 b: The relation between the late Palaeozoic floras of Eastern and Northern Asia. — Ibidem, T. I.
- , — 1938–1940: De utdöda växterna. — Sonderabdruck aus „Växternas liv“ (Nordisk Familjeboks-A.B.). Stockholm.

- HALLIER, H., 1902: Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Koniferyten. — Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst., Bd. XIX (1901), Beih. 3. Hamburg.
- HARRIS, T. M., 1935: The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 4: *Ginkgoales*, *Coniferales*, *Lycopodiales* and isolated fructifications. — Meddel. om Grönland, Bd. 112, No. 1. København.
- , — 1943: The fossil conifer *Elatides Williamsoni*. — Ann. of Bot., N. Ser., Vol. VII. Oxford.
- HAUSER, M., 1932: Polarität und Blütenverteilung. — Bot. Abhandl., herausgegeb. v. K. GOEBEL, H. 21. Jena.
- HAWKER, L. E., 1930: Microsporogenesis in *Taxus*. — Ann. of Bot., Vol. XLIV. London.
- HAYATA, B., 1931: The *Sciadopityaceae* represented by *Sciadopitys verticillata* SIEB. et ZUCC., an endemic species of Japan. — Bot. Mag., Vol. XLV. Tokyo.
- , — 1932: The *Taxodiaceae* should be divided into several distinct families, i. e. the *Limnophytaceae*, *Cryptomeriaceae*, *Taiwanaceae*, and the *Cunninghamiaceae*; and further *Tetraclinis* should represent a distinct family, the *Tetracliniaceae*. — Ibidem, Vol. XLVI.
- HEER, O., 1876: Ueber permische Pflanzen von Fünfkirchen in Ungarn. — Mittheil. Jahrb. k. Ungar. Geol. Anst., Bd. V. Budapest.
- HENRY, A., 1911: A new genus of *Coniferae*. — Gard. Chron., 3. Ser., Vol. XLIX. London.
- HERIBERT-NILSSON, N., 1945: Der Entwicklungsgedanke und die moderne Biologie. — Bios, Bd. 13. Leipzig.
- HERZFELD, S., 1909: Zur Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix decidua* MILL. — Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. CXVIII, Abt. 1. Wien.
- , — 1910: Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte von *Cryptomeria japonica* DON. — Ibidem, Bd. CXIX, Abt. 1.
- , — 1914: Die weibliche Koniferenblüte. — Österr. Bot. Zschr. Wien.
- , — 1915: Über die weibliche Koniferenblüte. — Verh. K.-K. Zool.-Bot. Ges. in Wien, Bd. LXV. Wien.
- HICKEL, R., 1911: Graines et plantules des arbres et arbustes indigènes et communément cultivés en France. Première partie: Conifères. — Macon.
- HIRMER, M., 1927: Handbuch der Paläobotanik. Bd. I. — München u. Berlin.
- , — 1932: Zur Kenntnis der strukturbietenden Pflanzenreste des jüngeren Paläozoikums. Über einen fertilen Sproß von Cordaiten-Verwandschaft: *Gothania westfalica* nov. gen. u. spec. — Palaeontographica, Bd. LXXVII. Stuttgart.
- , — 1933: Rekonstruktion von *Pleuromeia Sternbergi* CORDA, nebst Bemerkungen zur Morphologie der *Lycopodiales*. — Ibidem, Bd. LXXVIII, Abt. B.
- , — 1936: Die Blüten der Coniferen. I: Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie des weiblichen Blütenzapfens der Coniferen. — Bibl. Bot., H. 114, Lief. 1. Stuttgart.
- , — 1937a: Die Blüten der Coniferen. III. Anhang: Über die fossilen Reste der männlichen Coniferen-Blüten. — Ibidem, H. 114, Lief. III.
- , — 1937b: Die *Pteridospermae*, insbesondere die *Caytoniales*, und die Entwicklung der *Angiospermae*. — C. R. II. Congr. pour l'avancem. des études de Stratigraphie Carbonifère (Heerlen 1935). Maastricht.
- , — 1941: Paläobotanik. — In F. v. WETTSTEIN, „Fortschritte der Botanik“, Bd. X. Berlin.
- HIRMER, M. & HÖRHAMMER, L., 1934: Zur weiteren Kenntnis von *Cheirolepis* SCHIMPER und *Hirmeriella* HÖRHAMMER mit Bemerkungen über deren systematische Stellung. — Palaeontographica, Bd. LXXIX, Abt. B. Stuttgart.
- HÖEG, O. A., 1937: The Devonian floras and their bearing upon the origin of vascular plants. — Bot. Review, Vol. 3. Lancaster, Pa.
- , — 1942: The Downtonian and Devonian flora of Spitsbergen. — Skrifter Norges Svalbard- og Ishavs-Undersøkelser, Nr. 83. Oslo.
- HOFMANN, E., 1934: Paläohistologie der Pflanze. — Wien.
- HOLDEN, R., 1913: Some fossil plants from Eastern Canada. — Ann. of Bot., Vol. XXVII. London.
- HOLLIICK, A. & JEFFREY, E. C., 1906: Affinities of certain Cretaceous plant remains commonly referred to genera *Dammara* and *Brachyphyllum*. — Amer. Natur. Vol. XL. Boston, Mass.
- , — & —, — 1909: Studies of Cretaceous coniferous remains from Kreischerville, New York. — Mem. N. Y. Bot. Gard., Vol. III. New York.
- HOLLOWAY, J. T., 1937: Ovule anatomy and development and embryogeny in *Phyllocladus alpinus* (Hook.) and in *Ph. glaucus* (CARR.). — Trans. a. Proc. R. Soc. New Zealand, Vol. 67, Part 2. Dunedin, N. Z.
- HOLMES, S., 1932: A bisporangiate cone of *Tsuga canadensis*. — Bot. Gaz., Vol. XCIII. Chicago, Ill.

- HOLTHUSEN, K., 1940: Untersuchungen über das Vorkommen und den Zustand der Achselknospen bei den höheren Pflanzen. — *Planta*, Bd. 30. Berlin.
- HOOKE, J. D., 1860: *Flora Tasmaniae*. The Botany of the Antarctic Voyage of H. M. Discovery Ships Erebus and Terror in the years 1839—1843, Part 3, Vol. I. — London.
- HÖRHAMMER, L., 1933: Über die Coniferen-Gattungen *Cheirolepis* SCHIMPER und *Hirmeriella* nov. gen. aus dem Rhät-Lias von Franken. — *Bibl. Bot.*, H. 107. Stuttgart.
- JACK, J. G., 1893: The fructification of *Juniperus*. — *Bot. Gaz.*, Vol. XVIII. Bloomington, Ind.
- JÄGER, L., 1899: Beiträge zur Kenntnis der Endospermibildung und zur Embryologie von *Taxus baccata* L. — *Flora*, Bd. 86. Marburg.
- JAHN, E., 1894: Holz und Mark an den Grenzen der Jahrestriebe. — *Bot. Centralbl.*, Bd. LIX. Cassel.
- JEFFREY, E. C., 1902: The structure and development of the stem in the *Pteridophyta* and *Gymnosperms*. — *Phil. Trans. R. Soc. London*, Ser. B, Vol. 195. London.
- , — 1903: The comparative anatomy and phylogeny of the *Coniferales*. Part 1: The genus *Sequoia*. — *Mem. Boston Soc. Natur. Hist.*, Vol. 5, No. 10. Boston, Mass.
- , — 1905: The comparative anatomy and phylogeny of the *Coniferales*. Part 2: The *Abietineae*. — *Ibidem*, Vol. 6, No. 1.
- , — 1907: *Araucariopitys*, a new genus of *Araucarians*. — *Bot. Gaz.*, Vol. XLIV. Chicago, Ill.
- , — 1908: Are there foliar gaps in the *Lycopsida*? — *Ibidem*, Vol. XLVI.
- , — 1912: The history, comparative anatomy and evolution of the *Araucarioxylon*-type. — *Proc. Amer. Acad. Arts & Sci.*, Vol. XLVIII. Boston, Mass.
- , — 1914: Spore conditions in hybrids and the mutation hypothesis of DE VRIES. — *Bot. Gaz.*, Vol. LVIII. Chicago, Ill.
- , — 1917: The anatomy of woody plants. — Chicago, Ill.
- , — & CHRYSLER, M. A., 1907: The microgametophyte of the *Podocarpaceae*. — *Amer. Natur.*, Vol. XLI. Boston, Mass.
- , — & TORREY, R. E., 1916: *Ginkgo* and the microsporangial mechanisms of the seed plants. — *Bot. Gaz.*, Vol. LXII. Chicago, Ill.
- JONGMANS, W. J. & HALLE, T. G. & GOTHAN, W., 1935: Proposed additions to the International Rules of Botanical Nomenclature. — Heerlen.
- JONGMANS, W. J. & GOTHAN, W., 1937: Betrachtungen über die Ergebnisse des zweiten Kongresses für Karbonstratigraphie. — C. R. II. Congr. pour l'avancem. des études de Stratigraphie Carbonifère (Heerlen 1935). T. I. Maastricht.
- JURASKY, K. A., 1934—1935: Kutikular-Analyse, Teil I—III. — *Biologia Generalis*, Bd. X (1934) (Teil I), Bd. XI (1935) (Teil II—III). Wien & Leipzig.
- KAPLAN, R., 1937: Über die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von *Pteridophyten* und *Spermatophyten*. — *Planta*, Bd. XXVII. Berlin.
- VON KEISSLER, K., 1899: Über einen androgynen Fichtenzapfen. — *Österr. Bot. Zschr.*, Jg. XLIX. Wien.
- KIDSTON, R., 1922: Lists of fossil plants from the Upper Carboniferous rocks of the Northumberland and Durham coal-field and their bearing on the age of the coal-field. — *Summary of Progress of the Geological Survey for 1921*, Appendix II. London.
- , — & LANG, W. H., 1921: On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part IV. Restorations of the Vascular Cryptogams, and discussion of their bearing on the general morphology of the *Pteridophyta* and the origin of the organisation of land-plants. — *Trans. R. Soc. Edinb.*, Vol. LII, Part IV. Edinburgh.
- KILDAHL, N. J., 1908: The morphology of *Phyllocladus alpinus*. — *Bot. Gaz.*, Vol. XLVI. Chicago, Ill.
- KIRCHHEIMER, F., 1934: Über *Tsuga*-Pollen aus dem Tertiär. — *Planta*, Bd. XXII. Berlin.
- KIRCHNER, O., LOEW, E. & SCHRÖTER, C., 1906: Die Coniferen und Gnetaceen Mitteleuropas. — In „*Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*“, Bd. I, Abt. 1. Stuttgart.
- KIRKWOOD, J. E., 1916: Bisporangiate cones of *Larix*. — *Bot. Gaz.*, Vol. LXI. Chicago, Ill.
- KNISCHESKY, O., 1905: Beitrag zur Morphologie von *Thuja occidentalis*. — *Inaug.-Diss. Univ. Zürich*. Bonn.
- KOMAROV, V. L., 1923: De *Gymnospermis nonnullis asiaticis*. — *Not. Syst. ex Herb. Hort. Bot. Petropol.*, T. IV. Leningrad.
- KÖTTER, W., 1931: Normale und anomale Fruchtbildung bei *Juniperus communis* L., ein Beitrag zur Morphologie, Entwicklung und Anatomie der Wacholderbeeren (*Fructus Juniperi*). — *Inaug.-Diss. Univ. Hamburg*. Hamburg.
- KRAMER, A., 1885: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des anatomischen Baues der Fruchtblätter der Cupressineen und der Placenten der Abietineen. — *Flora*, Jg. 68. Regensburg.



- KRÄUSEL, R., 1919: Die fossilen Koniferenhölzer (unter Ausschluß von *Araucarioxylon* KRAUS). Versuch einer monographischen Darstellung. — Palaeontographica, Bd. LXII. Stuttgart.
- , — 1923: Paläobotanische Notizen. VII. Über Papillenbildung an den Spaltöffnungen einiger fossiler Gymnospermen. — Senckenbergiana, Bd. V, H. 3/4. Frankfurt a. Main.
- , — 1926: *Cordaitaceae*. — In ENGLER, A., „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, 2. Aufl., Bd. 13. Leipzig.
- , — 1928: Paläobotanische Notizen. X. Über ein Keuperholz mit cordaitoidem Mark. — Senckenbergiana, Bd. 10. Frankfurt a. Main.
- , — 1932: Wesen und phylogenetische Bedeutung der ältesten Gefäßpflanzen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. L. Berlin.
- , — 1936: Neue Untersuchungen zur paläozoischen Flora: Rheinische Devonfloren. — Ibidem, Bd. LIV.
- , — 1938: Die Windsheimer Ähren. Ein Beitrag zur Kenntnis der Koniferen des süddeutschen Mesozoikums. — Palaeontographica, Bd. LXXXIV, Abt. B. Stuttgart.
- , — & RANGE, P., 1928: Beiträge zur Kenntnis der Karruformation Deutsch-Südwest-Afrikas. — In „Beiträge zur geologischen Erforschung der deutschen Schutzgebiete“, H. 20. Berlin.
- KUBART, B., 1905: Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. Eine ontogenetisch-morphologische Studie. — Sitz-Ber. k. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Bd. CXIV, Abt. 1. Wien.
- , — 1924: Einige Bemerkungen über den diagnostischen Wert des Markkörpers bei Koniferenhölzern. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XLII. Berlin.
- KUDO, Y., 1931: Materials for a flora of Formosa. IV. — Journ. Soc. Trop. Agric., Taihoku Imper. Univ., Formosa, Japan, Vol. III. Taihoku, Formosa.
- KUGLER, H., 1928: Über invers-dorsiventrale Blätter. — Planta, Bd. 5. Berlin.
- KÜHN, G., 1928: Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbündel bei den Angiospermen. — ENGLER's Bot. Jahrb., Bd. LXI, H. 5. Leipzig.
- KUJALA, V., 1942: Über die morphologische Deutung des Fichtenzapfens auf Grund eines Fertilisationsfalles. — Acta Forest Fenn., Bd. 50. Helsinki.
- KÜSTER, E., 1925: Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. — Jena.
- LANFER, K. F., 1932: Androgyne Zapfen. Untersuchungen über das Auftreten abnormer Änderungen in der Geschlechtsverteilung bei Abietineen. — Mitt. Deutsch. Dendr. Ges., No. 44. Langensalza.
- , — 1933: Ein Beitrag zur Kenntnis der weiblichen Blüten der Coniferen. — Inaug.-Diss. Univ. München. Leipzig.
- , — 1934: Beitrag zur Klärung und zum richtigen Verständnis der organogenetischen Untersuchungen der Coniferen-Zapfen von O. HAGERUP. — ENGLER's Bot. Jahrb., Bd. LXVI, H. 4–5. Leipzig.
- LAGERBERG, T., 1943: Blomning och kottutveckling hos några barrträdstyper. — „Lustgården“ (herausgegeb. von „Föreningen för Dendrologi och Parkvärd“ in Stockholm), Arg. 23 (1942). Stockholm.
- LANG, W. H., 1931: On the spines, sporangia, and spores of *Psilophyton princeps*, DAWSON, shown in specimens from Gaspé. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 219. London.
- , — & COOKSON, I. C., 1935: On a flora, including vascular land plants, associated with *Monograptus*, in rocks of Silurian age, from Victoria, Australia. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 224. London.
- LAWSON, A. A., 1904: The gametophytes, fertilization and embryo of *Cryptomeria japonica*. — Ann. of Bot., Vol. XVIII. London.
- , — 1923 a: The life-history of *Microcachrys tetragona* (HOOK.). — Proc. Linn. Soc. N.S.Wales, Vol. XLVIII. Sydney.
- , — 1923 b: The life-history of *Pherosphaera*. — Ibidem, Vol. XLVIII.
- LEAVITT, R. G., 1909: A vegetative mutant, and the principle of homoeosis in plants. — Bot. Gaz., Vol. XLVII. Chicago, Ill.
- LEWIS, F. J. & DOWDING, E. S., 1924: The anatomy of the buds of *Coniferae*. — Ann. of Bot., Vol. XXXVIII. London.
- LIGNIER, O., 1895: Végétaux fossiles de Normandie. II: Contributions à la flore liassique de S:te-Honorine-la-Guillaume (Orne). — Mém. Soc. Linn. Normandie, Vol. XVIII, Fasc. 2. Caen.
- , — 1903: *Equisétales* et *Sphénophyllales*. Leur origine filicinéenne commune. — Bull. Soc. Linn. de Normandie, 5. Sér., Vol. 7. Caen.
- , — 1908(—1909): Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. — Ibidem, 6. Sér., Vol. 3. (Auch in C. R. Assoc. Franç. pour l'Avancem. des Sci. (Clermont-Ferrand 1908). Paris.
- , — 1916: Sur la localisation des ovules dans les deux embranchements gymnospermiques. — Bull. Soc. Bot. France, T. LXIII. Paris.
- LINSBAUER, K., 1930: Die Epidermis. — In LINSBAUER, K., „Handbuch der Pflanzenanatomie“, 1. Abt., 2. Teil, Bd. 4. Berlin. Palaeontographica, Bd. LXXXV, Abt. B.

- LOOBY, W. J. & DOYLE, J., 1939: The ovule, gametophytes, and proembryo in *Saxegothaea*. — Sci. Proc. R. Dublin Soc., N. Ser., Vol. 22. Dublin.
- LOTSY, J. P., 1909: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 2: *Cormophyta Zoidogamia*. — Jena.
- , — 1911: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 3: *Cormophyta Siphonogamia*, 1. Teil. — Jena.
- LÜCK, H., 1913: Beitrag zur Kenntnis des älteren Salzgebirges im Berlepsch-Bergwerk bei Staßfurt nebst Bemerkungen über die Pollenführung des Salztones. — Inaug.-Diss. Univ. Leipzig. Leipzig.
- MÄGDEFRAU, K., 1942a: Die Thüringer Rotliegend-Kohlen und ihre Entstehung. — Natur u. Volk, Bd. 72. Frankfurt a. M.
- , — 1942b: Paläobiologie der Pflanzen. — Jena.
- , — 1943: Die Geschichte der Pflanzen. — In HEBERER, G., „Die Evolution der Organismen“. Jena.
- MARKFELDT, O., 1885: Ueber das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachstum des Stammes oder Zweiges. — Flora, Bd. 68. Regensburg.
- MASLEN, A. J., 1911: The structure of *Mesoxylon Sutcliffii* (SCOTT). — Ann. of Bot., Vol. XXII. London.
- MASTERS, M. T., 1884: On the comparative morphology of *Sciadopitys*. — Journ. of Bot., Vol. XXII. London.
- , — 1889: Review of some points in the comparative morphology, anatomy, and life-history of the *Coniferae*. — Journ. Linn. Soc. Bot., Vol. XXVII. London.
- MATHEWS, A. C., 1939: The morphological and cytological development of the sporophylls and seed of *Juniperus virginiana*. — Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc., Vol. 55. Chapel Hill, N. C.
- MC LEAN, R. C., 1913: The reproductive organs of *Fitzroya patagonica* (HOOKER fil.). — Rept. Brit. Assoc. Advancem. Sci., 82. Meeting (Dundee 1912). London.
- MINOD, M., 1915: (Un intéressant exemple de perfoliation d'un cône de *Larix decidua*.) — In CHODAT, R., „Le jardin alpin et la laboratoire de biologie alpine de la ‚Linnaea‘ à Bourg-Saint-Pierre, 1700 mètres (Valais)“. Bull. Soc. Bot. Genève. 2. Sér., Vol. VII. Genève.
- MITRA, A. K., 1927: On the occurrence of two ovules on Araucarian cone-scales. — Ann. of Bot., Vol. XLI. London.
- MODRY, A., 1909: Beiträge zur Morphologie der Kupressineenblüte. — Jahresber. k. k. Staats-Realschule im III. Bezirke in Wien, Bd. 58. Wien.
- , — 1913: Neue Beiträge zur Morphologie der Cupressineenblüte, mit besonderer Berücksichtigung von *Biota orientalis*. Ibidem, Bd. 62.
- MOELLER, J., 1882: Anatomie der Baumrinden. — Berlin.
- VON MOHL, H., 1845: Ueber die männlichen Blüten der Coniferen. — In H. VON MOHL, „Vermischte Schriften botanischen Inhalts“. Tübingen.
- , — 1871: Morphologische Betrachtung der Blätter von *Sciadopitys*. — Bot. Zeitg., Jg. 29. Leipzig.
- MOLL, J. W., 1934: Phytography as a fine art. — Leyden.
- MOLLIARD, M., 1914: Modifications sexuelles chez le *Picea Morinda*. — Rev. génér. Bot., T. 26. Paris.
- MÜHLDOF, A., 1941: Über die Vorgänge der Bildung und Auflösung der Wände bei den Pollentetraden angiospermer Pflanzen. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. LX, Abt. A. Dresden-N.
- NATHORST, A. G., 1876: Bidrag till Sveriges fossila flora. Växter från rätiska formationen vid Palsjö i Skåne. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 14, No. 3. Stockholm.
- , — 1886: Om floran i Skånes kolförande bildningar. I. Floran vid Bjuf. H. 3. — Sveriges Geol. Undersökn., Ser. C, No. 85. Stockholm.
- , — 1897: Zur mesozoischen Flora Spitzbergens. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 30, No. 1. Stockholm.
- , — 1902: Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten. — Ibidem, Bd. 36, No. 4.
- , — 1908: Paläobotanische Mitteilungen. No. 7: Über *Palissya*, *Stachyotaxus* und *Palaeotaxus*. — Ibidem, Bd. 43, No. 8. Uppsala & Stockholm.
- , — 1911: Paläobotanische Mitteilungen. No. 10: Über die Gattung *Cycadocarpidium* NATHORST nebst einigen Bemerkungen über *Podozamites*. — Ibidem, Bd. 46, No. 8.
- NEGER, F. W. & FUCHS, J., 1915: Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen. — Jahrb. wiss. Bot., Bd. LV. Leipzig.
- NETOLITZKY, F., 1932: Die Pflanzenhaare. — In K. LINSBAUER, „Handbuch der Pflanzenanatomie“, I. Abt., 2. Teil, Bd. IV. Berlin.
- , — 1935: Das trophische Parenchym. C: Speichergewebe. — Ibidem, I. Abt., 2. Teil, Bd. IV.
- NEUMAYER, H., 1924: Die Geschichte der Blüte. — Abhandl. Zool. — Bot. Ges. in Wien, Bd. XIV, H. 1. Wien.

- NICHOLS, G. E., 1910: A morphological study of *Juniperus communis* var. *depressa*. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XXV, 1. Abt. Dresden-N.
- NILSSON, HERIBERT. Siehe HERIBERT-NILSSON, N.!
- NOLL, F., 1894: Der morphologische Aufbau der Abietineen-Zapfen. — Sitz.-Ber. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde Bonn. Bonn.
- NORÉN, C. O., 1908: Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* LINDL. — Svensk Bot. Tidskr., Bd. 2, H. 2. Stockholm.
- OERSTED, A. S., 1865: Bidrag til naaietraernes morphologi. — Videnskab. Meddel. Naturhist. Foren. Kjöbenhavn (1864). Kjöbenhavn.
- , — 1869: den tilbageskridende metamorfose som normal udviklingsgang, naermest med hensyn til tydingen af gymnospermernas blomster. — Ibidem (1868).
- OGURA, Y., 1930: On the structure and affinities of some Cretaceous plants from Hokkaido. — Journ. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, Sect. III, Vol. II, Part 5. Tokyo.
- , — 1938: Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyten. — In K. LINSBAUER, „Handbuch der Pflanzenanatomie“, II. Abt., Bd. VII, 2. Teil, B. Berlin.
- OLIVER, F. W., 1902: On some points of apparent resemblance in certain fossil and recent gymnospermous seeds. — New Phyt., Vol. 1. London.
- , — 1903: The ovules of the older Gymnosperms. — Ann. of Bot., Vol. XVII. London.
- ORR, M. Y., 1933: Abnormal larch cones. — Trans. Bot. Soc. Edinb., Vol. XXXI, Part II. Edinburgh.
- OTTLEY, A. M., 1909: The development of the gametophytes and fertilization in *Juniperus communis* and *Juniperus virginiana*. — Bot. Gaz., Vol. XLVIII. Chicago, Ill.
- PARKIN, J., 1923: The strobilus theory of angiospermous descent. — Proc. Linn. Soc. London, 135. Session. London.
- PARLATORE, F., 1862: Note sur une monstruosité des cônes de l'*Abies Brunoniana* WALLICH. — Ann. Sci. Nat. Bot., 4. Sér., T. XVI. Paris.
- , — 1866: Studi organografici sui fiori e sui frutti delle Conifere. — Ann. Mus. R. Fis. e Stor. Natur. Firenze, (2), Vol. 1. Firenze. (Opuscula botanica, Firenze 1864).
- PATTON, R. T., 1927: Anatomy of Australian coniferous timbers. — Proc. R. Soc. Victoria, Vol. 40 (N. Ser.), Part 1. Melbourne.
- PAYER, J. B., 1860: Rapport fait à l'Académie des Sciences sur un mémoire de M. BAILLON, intitulé: Recherches organogéniques sur la fleur des Conifères. — Adansonia, T. I. Paris.
- PENHALLOW, D. P., 1907: A manual of the North American Gymnosperms. — Boston, Mass.
- PENZIG, O., 1922: Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl., Bd. III. — Berlin.
- PILGER, R., 1903: *Taxaceae*. — In A. ENGLER, „Das Pflanzenreich“, Bd. IV: 5. Leipzig.
- , — 1909: Die Morphologie des weiblichen Blüten-Sprößchens von *Taxus*. — ENGLER's Bot. Jahrb., Bd. XLII. Leipzig.
- , — 1916: Kritische Übersicht über die neuere Literatur betreffend die Familie der *Taxaceae*. — Ibidem, Bd. LIV.
- , — 1922: Ueber Verzweigung und Blütenstands-bildung bei den Holzgewächsen. — Bibl. Bot., H. 90. Stuttgart.
- , — 1925: Bemerkungen zur Morphologie der weiblichen Blüte von *Juniperus*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XLIII, H. 8. Berlin.
- , — 1926: *Gymnospermae*. — In ENGLER, A., „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, 2. Aufl., Bd. 13. Leipzig.
- , — 1929: Die Sporangio-phor-Theorie und die Herkunft der Coniferen. — Repert. spec. nov. regni veget., Beih., Bd. LVI (Beiträge zur Systematik und Pflanzengeographie VI). Berlin-Dahlem.
- PLAVŠIĆ, S., 1936: Anatomische Untersuchungen über *Picea omorica*. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. LIV, Abt. A. Dresden-N.
- POHL, F., 1929: Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XLV, Abt. 1. Dresden-N.
- , — 1937: Die Pollenkorngewichte einiger windblütiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung. — Ibidem, Bd. LVII, Abt. A.
- POOL, J. W., 1929: On the anatomy of the Araucarian wood. — Rec. Trav. Bot. Néerl., Vol. XXV. Livr. 3—4. Amsterdam.
- POSTHUMUS, O., 1924: On some principles of stelar morphology. — Rec. Trav. Bot. Néerl., Vol. XXI. Amsterdam.
- POTONIÉ, H., 1888: Die fossile Pflanzen-Gattung *Tylodendron*. — Jahrb. K. Preuß. Geol. Landesanst. f. 1887. Berlin.
- , — 1899: Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. — Berlin.

- , — 1900: Fossile Pflanzen aus Deutsch- und Portugiesisch-Ostafrika. — In „Deutsch-Ostafrika“, Bd. VII: „Zur Oberflächengestaltung und Geologie Deutsch-Ostafrikas“ von W. BORNHARDT. Berlin.
- , — 1912: Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaeontologie. — Jena.
- , — & GÖTHAN, W., 1920: Lehrbuch der Paläobotanik. 2. Aufl. — Berlin.
- POTONIÉ, R., 1934: Zur Mikrobotanik der Kohlen und ihrer Verwandten. I. Zur Morphologie der fossilen Pollen und Sporen. — Arbeit. a. d. Inst. f. Paläobot. u. Petrogr. d. Brennst. Bd. 4. Berlin.
- PROPACH-GIESELER, CH., 1936: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blütenzapfen der Cupressaceen. — In HIRMER, M., „Die Blüten der Coniferen“, II. Bibl. Bot., H. 114, Lief. 2. Stuttgart.
- PULLE, A., 1937: Remarks on the system of the spermatophytes. — Utrecht.
- , — 1938: Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur en Systematiek der Zaadplanten. — Utrecht.
- QUISUMBING, E., 1925: Stony layer in seeds of Gymnosperms. — Bot. Gaz., Vol. LXXIX. Chicago, Ill.
- RADAIS, M., 1894: Contribution à l'anatomie comparée du fruit des Conifères. — Thèse, Fac. des Sci. Paris. (Ann. Sci. Nat. Bot., 7. Sér., T. 19). Paris.
- RAINIO, A. J., 1927: Über die Intersexualität bei den Coniferen. — Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, T. 5, Nr. 6. Helsinki.
- RAUH, W., 1939: Über Gesetzmäßigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. — Mitt. Deutsch. Dendr. Ges., No. 52. Langensalza.
- RECORD, S. J., 1934: Identification of the timbers of temperate North America. — New York.
- REICHARDT, W., 1932: Zur Stratigraphie des Rotliegenden in Thüringen. — Jahrb. Hallescher Verband für die Erforschung der mitteldeutschen Bodenschätze und ihrer Verwertung, N. F., Bd. 11. Halle a. S.
- REISSINGER, A., 1939: Die „Pollenanalyse“ ausgedehnt auf alle Sedimentgesteine der geologischen Vergangenheit. — Palaeontographica, Bd. LXXXIV, Abt. B. Stuttgart.
- RENAULT, B., 1879: Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère. — Nouv. Arch. Mus. Hist. Natur. Paris, 2. Sér., T. II (Mém.). Paris.
- , — 1881: Cours de Botanique fossile fait au Muséum d'Histoire Naturelle. Première Année. — Paris.
- , — 1885: Cours de Botanique fossile fait au Muséum d'Histoire Naturelle. Quatrième Année. — Paris.
- , — 1896 a: Sur le genre *Métacordaite*. — Bull. Soc. Hist. Natur. Autun, T. IX. Paris.
- , — 1896 b: Flore fossile du Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac. II. Partie, Texte. — Étude des Gîtes Minéraux de la France, Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac, Fasc. IV. Paris.
- RENNER, O., 1904: Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. — Flora, Bd. 93. Marburg.
- , — 1907: Über die weibliche Blüte von *Juniperus communis*. — Ibidem, Bd. 97. Jena.
- ROBERTSON, A., 1904: Spore formation in *Torreya californica*. — New Phyt., Vol. III. London.
- , — 1906: Some points in the morphology of *Phyllocladus alpinus*. — Ann. of Bot., Vol. XX. London.
- , — 1907: The *Taxoideae*: a phylogenetic study. — New Phyt., Vol. VI. London.
- SACHS, J., 1868: Lehrbuch der Botanik. — Leipzig.
- , — 1874: Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. — Leipzig.
- SAHNI, B., 1920 a: On certain archaic features in the seed of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the *Taxineae*. — Ann. of Bot., Vol. XXXIV. London.
- , — 1920 b: On the structure and affinities of *Acmopyle Pancheri* PILGER. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 210. London.
- , — 1928: Revision of Indian fossil plants. Part I: *Coniferales* (a. Impressions and incrustations). — Mem. Geol. Surv. India, Palaeont. Indica, N. Ser., Vol. XI. Calcutta.
- , — 1931: Revision of Indian fossil plants. Part II: *Coniferales* (b. Petrifications). — Ibidem, N. Ser., Vol. XI.
- , — & MITRA, A. K., 1927: Notes on the anatomy of some New Zealand species of *Dacrydium*. — Ann. of Bot., Vol. XLI. London.
- , — & RAO, A. R., 1935: On some Jurassic plants from the Rajmahal Hills. — Journ. & Proc. Asiatic Soc. of Bengal (N. Ser.), Vol. XXVII (1931), No. 2. Calcutta.
- , — & SINGH, T. C. N., 1931: Notes on the vegetative anatomy and female cones of *Fitzroya patagonica* (Hook. f.). — Journal Indian Bot. Soc., Vol. X. Madras.
- SAKISAKA, M., 1929: On the seed-bearing leaves of *Ginkgo*. — Japan. Journ. of Bot., Vol. 4. Tokyo.
- SALISBURY, E. J., 1916: On the relation between *Trigonocarpus* and *Ginkgo*. — Ann. of Bot., Vol. XXX. London.

- DE SAPORTA, G., 1884: Plantes jurassiques. T. III: Conifères ou Aciculariées. — In „Paléontologie Française ou description des fossiles de la France, 2. Sér.: Végétaux.“ Paris.
- , — & MARION, A.-F., 1885: L'évolution du règne végétal. Les Phanérogames. T. 1. — Paris.
- SATAKE, Y., 1934: On the systematic importance of the vascular course in the cone scales of the Japanese *Taxodiaceae* (Preliminary report). — Bot. Mag., Vol. XLVIII. Tokyo.
- SAXTON, W. T., 1909: Preliminary account of the ovule, gametophytes, and embryo of *Widdringtonia cupressoides*. — Bot. Gaz., Vol. XLVIII. Chicago, Ill.
- , — 1910a: Contributions to the life-history of *Callitris*. — Ann. of Bot., Vol. XXIV. London.
- , — 1910b: Contributions to the life-history of *Widdringtonia cupressoides*. — Bot. Gaz., Vol. L. Chicago, Ill.
- , — 1913a: Contribution to the life-history of *Actinostrobus pyramidalis*, MIQ. — Ann. of Bot., Vol. XXVII. London.
- , — 1913b: Contributions to the life-history of *Tetraclinis articulata*, MASTERS, with some notes on the phylogeny of the *Cupressoideae* and *Callitroideae*. — Ibidem, Vol. XXVII.
- , — 1929a: Notes on Conifers. I. The older fertile ovule of *Saxegothaea*. — Ibidem, Vol. XLIII.
- , — 1929b: Notes on Conifers. II. Some points in the morphology of *Larix europaea*, DC. — Ibidem, Vol. XLIII.
- , — 1930a: Notes on Conifers. V. Erect and exserted seeds in *Sequoia gigantea*, TORREY. — Ibidem, Vol. XLIV.
- , — 1930b: Notes on Conifers. VI. Pollination in the *Pinaceae*, with special reference to *Cedrus atlantica*, MANETTI. — Ibidem, Vol. XLIV.
- , — 1934a: Notes on Conifers. VIII. The morphology of *Austrotaxus spicata*, COMPTON. — Ibidem, Vol. XLVIII.
- , — 1934b: Notes on Conifers. IX. The ovule and embryogeny of *Widdringtonia*. — Ibidem, Vol. XLVIII.
- , — & DOYLE, J., 1929: The ovule and gametophytes of *Athrotaxis selaginoides*, DON. — Ann. of Bot., Vol. XLIII. London.
- SCHACHT, H., 1854: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. — Berlin.
- SCHÄFFER, C., 1895: Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. — Abhandl. Naturwiss. Ver. Hamburg, Bd. 13 (1894). Hamburg.
- SCHAFFNER, J. H., 1927: *Ginkgo* a flowerless seed plant. — Amer. Journ. of Bot., Vol. 14. Lancaster, Pa.
- SCHENK, A., 1867: Die fossile Flora der Grenzschiefer des Keupers und Lias Frankens. — Wiesbaden.
- , — 1884a: Über die Gattungen *Elatides* HEER, *Palissya* ENDLICHER und *Strobilites* SCHIMPER. — ENGLER'S Bot. Jahrb., Bd. V. Leipzig.
- , — 1884b: Siehe SCHIMPER & SCHENK 1890.
- , — 1888: Die fossilen Pflanzenreste. — In SCHENK, A., „Handbuch der Botanik“. Breslau.
- SCHIMPER, W. PH., 1870—1872: Traité de Paléontologie végétale, T. II. — Paris.
- , — & MOUGEOT, A., 1844: Monographie des plantes fossiles du grès bigarré de la chaîne des Vosges. — Leipzig.
- , — & SCHENK, A., 1890: Palaeophytologie. — In ZITTEL, K. A., „Handbuch der Palaeontologie“, II. Abth. München & Leipzig.
- VON SCHLECHTENDAL, D. F. L., 1862: Abnorme Fruchtbildungen. — Bot. Zeitg., Jg. 20. Leipzig.
- SCHLÜTER, H. & SCHMIDT, H., 1927: *Voltzia*, *Yuccites* und andere neue Funde aus dem süd hannoverschen Buntsandstein. — N. Jahrb. f. Miner., Geol. u. Paläont., Beilagebd. LVII, Abt. B. Stuttgart.
- SCHMIED, W., 1937: Beitrag zur Kenntnis von *Callitropsis araucarioides* COMPTON. In „Ergebnisse der Reise von Dr. A. U. DÄNIKER nach Neu-Kaledonien und den Loyalty-Inseln (1924/26)“. — Ber. Schweizer. Bot. Ges., Bd. 47. Bern.
- SCHNARF, K., 1931: Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin.
- , — 1933: Embryologie der Gymnospermen. — In LINSBAUER, K., „Handbuch der Pflanzenanatomie“, II. Abt., 2. Teil, Bd. X: 2. Berlin.
- , — 1937: Anatomie der Gymnospermen-Samen. — Ibidem, II. Abt., Bd. X: 1. Berlin.
- , — 1942: Archegonium und Archegontheorie. Kritischer Versuch einer Geschichte des Pflanzenarchegons. — Biol. Generalis, Bd. XVI, Heft 1—3. Wien.
- SCHOOTE, J. C., 1925a: La nature morphologique du bourgeon féminin des Cordaites. — Rec. Trav. Bot. Néerland., Vol. XXII. Amsterdam.
- , — 1925b: Rectification de mon article sur le bourgeon féminin des Cordaites. — Ibidem, Vol. XXII.
- , — 1938a: Morphology. — In „Manual of Pteridology“, edited by FR. VERDOORN. The Hague.
- , — 1938b: Anatomy. — Ibidem.
- SCHRÖTER, C., 1897: Ueber abnorme Beerenzapfen von *Juniperus communis* L. — Ber. Schweizer. Bot. Ges., H. VII. Bern.

- SCHULZE, G. M., 1934: Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Laubknospen und Blättern australischer und neuseeländischer Pflanzen. — „Beiträge zur Systematik und Pflanzengeographie XI“ in FEDDE, F., Repert. spec. nov. regni veget., Beihefte, Bd. LXXVI. Dahlem bei Berlin.
- SCHUMANN, K., 1903: Ueber die weiblichen Blüten der Coniferen. — Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, Jg. XLIV (1902). Berlin.
- , — 1904: Praktikum für morphologische und systematische Botanik. — Jena.
- SCHUSTER, J., 1911: Bemerkungen über *Podozamites*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXIX, H. 7. Berlin.
- , — 1931: Über das Verhältnis der systematischen Gliederung, der geographischen Verbreitung und der paläontologischen Entwicklung der Cycadaceen. — ENGLER's Bot. Jahrb. Bd. LXIV, H. 2/3. Leipzig.
- SCHÜTZE, E., 1901: Beiträge zur Kenntnis der triassischen Koniferengattungen: *Pagiophyllum*, *Voltzia* und *Widdringtonites*. — Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Jg. 1901. Stuttgart.
- SCOTT, D. H., 1902: On the primary structure of certain Palaeozoic stems with the *Dadoxylon* type of wood. — Trans. R. Soc. Edinb., Vol. XL. Edinburgh.
- , — 1912: The structure of *Mesoxylon Lomaxii* and *M. poroxyloides*. — Ann. of Bot., Vol. XXVI. London.
- , — 1918: The structure of *Mesoxylon multirame*. — Ibidem, Vol. XXXII.
- , — 1919: On the fertile shoots of *Mesoxylon* and an allied genus. — Ibidem, Vol. XXXIII.
- , — 1923: Studies in fossil Botany. Vol. II: *Spermatophyta*. — London.
- , — 1924a: Fossil plants of the *Calamopitys* type, from the Carboniferous rocks of Scotland. — Trans. R. Soc. Edinb., Vol. LIII. Edinburgh.
- , — 1924b: Extinct plants and problems of evolution. — London.
- , — 1930: *Cladites bracteatus*, a petrified shoot from the Lower Coal-Measures. — Ann. of Bot., Vol. XLIV. London.
- ŠETLÍK, J., 1923: Notes sur la morphologie des inflorescences des Cordaitées. — Věstník I. Sjezdu Českoslov. Bot. v. Praze. Praha.
- SEWARD, A. C., 1908: Fossil plants from South Africa. — Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. LXIV. London.
- , — 1917: Fossil plants, Vol. III. — Cambridge.
- , — 1919: Fossil plants, Vol. IV. — Cambridge.
- , — 1922: On a small collection of fossil plants from the Tanganyika Territory. — Geol. Mag., Vol. LIX. London.
- , — 1934: Some early Mesozoic plants from the Tanganyika Territory. — Ibidem, Vol. LXXI.
- , — & FORD, S. O., 1906: The *Araucarieae*, recent and extinct. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 198. London.
- , — & GOWAN, J., 1900: The Maidenhair Tree (*Ginkgo biloba* L.). — Ann. of Bot., Vol. XIV. London.
- SHAW, F. J. F., 1908: A contribution to the anatomy of *Ginkgo biloba*. — New Phyt., Vol. VII. London.
- SINNOTT, E. W., 1913: The morphology of the reproductive structures in the *Podocarpaceae*. — Ann. of Bot., Vol. XXVII. London.
- SLYPER, E. J., 1933: Bestimmungstabelle für rezente und fossile Coniferenholzer nach mikroskopischen Merkmalen. — Rec. Trav. Bot. Néerl., Vol. XXX. Amsterdam.
- SOLMS-LAUBACH, H., Graf zu, 1884: Die Coniferenformen des deutschen Kupferschiefers und Zechsteins. — Palaeont. Abhandl., herausgegeben v. W. DAMES & E. KAYSER, Bd. II, H. 2. Berlin.
- , — 1887: Einleitung in die Paläophytologie vom botanischen Standpunkt aus. — Leipzig.
- SORDELLI, F., 1879: Sulle piante fossili recentemente scoperte a Besano circondario di Varese. — Atti Soc. Ital. di Sci. Natur., Vol. XXII. Milano.
- SORGER, O., 1925: Die systematische Stellung von *Taiwania cryptomerioides* HAYATA. — Österr. Bot. Zschr. Wien.
- SPEGAZZINI, C., 1924: *Coniferales* fósiles patagónicas. — Anales Soc. Cient. Argentina, T. XCVIII. Buenos Aires.
- SPEER, G., 1869: Die Lehre von der Gymnospermie im Pflanzenreiche. — Mém. Acad. Impér. Sci. St.-Pétersbourg, VII. Sér., T. XIII, No. 6. St.-Pétersbourg.
- SPEERLICH, A., 1939: Das trophische Parenchym, B: Exkretionsgewebe. — In K. LINSBAUER, „Handbuch der Pflanzenanatomie“, I. Abt., 2. Teil, Bd. IV. Berlin.
- VON SPIESS, K., 1902 u. 1903: *Ginkgo*, *Cephalotaxus* und die Taxaceen. — Österr. Bot. Zschr., Jg. LII u. LIII. Wien.
- SPRECHER, A., 1907: *Le Ginkgo biloba* L. — Genève.
- STARR, A. M., 1910: The microsporophylls of *Ginkgo*. — Bot. Gaz., Vol. XLIX. Chicago, Ill.
- STEFANOFF, B., 1936: Über das Wesen und die Morphogenie des fruchtbildenden Organs bei den Samenpflanzen. — Annuaire Univ. Sofia, Sér. V, Livre 2, T. XIV. Sofia.



- STEINBÜCK, H., 1926: Über den anatomischen Bau des Markkörpers einiger Koniferen-Hölzer. — Österr. Bot. Zschr., Jg. LXXV. Wien.
- STENZEL, G., 1876: Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen. Ein Beitrag zur Morphologie der Nadelhölzer. — Nova Acta Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher, Bd. XXXVIII, Nr. 3. Dresden.
- STERZEL, J. T., 1918: Die organischen Reste des Kulms und Rotliegenden der Gegend von Chemnitz. — Abhandl. K. Sächs. Ges. Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. XXXV, Nr. V. Leipzig.
- STILES, W., 1908: The anatomy of *Saxegothaea conspicua* LINDL. — New Phyt., Vol. VII. London.
- , — 1912: The *Podocarpeae*. — Ann. of Bot., Vol. XXVI. London.
- STOPEs, M. C. & FUJII, K., 1910: Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 201. London.
- STRASBURGER, E., 1872: Die Coniferen und die Gnetaceen. — Jena.
- , — 1879: Die Angiospermen und die Gymnospermen. — Jena.
- , — 1891: Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. — Jena.
- STUDT, W., 1926: Die heutige und frühere Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. — Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg, Bd. 6, H. 2. Hamburg.
- TAKAMATSU, M., 1928: On the arrangement of bast elements in Conifers. — Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ., Ser. IV, Vol. III. Sendai, Japan.
- TAMMES, P. M. L., 1930: On the origin of number and arrangement of the places of exit on the surface of pollen-grains. — Proefschrift Univ. Groningen. Amsterdam.
- TANSLEY, A. G., 1907—1908: Lectures on the evolution of the Filicinean vascular system. — New Phyt., Vol. VI—VII. London.
- TASSI, F., 1906: Ricerche comparate sul tessuto midollare delle Conifere e sui rapporti di esso con gli elementi conduttori del legno. — Bull. Labor. Orto Bot. Univ. Siena, Anno VIII, Fasc. I—IV. Siena.
- TAUBERT, F., 1926: Beiträge zur äußeren und inneren Morphologie der Licht- und Schattennadeln bei der Gattung *Abies* Juss. — Mitt. Deutsch. Dendr. Ges., No. 37. Langensalza. (Auch Inaug.-Diss. Univ. Leipzig.)
- THIBOUT, E., 1896: Recherches sur l'appareil mâle des Gymnospermes. — Thèse Univ. Lille. Lille.
- THISELTON-DYER, W. T., 1901: Morphological notes. — Ann. of Bot., Vol. XV. London.
- THOMAS, H. HAMSHAW, 1935: Proposed additions to the International Rules of Botanical Nomenclature, suggested by British Palaeobotanists. — Journ. of Bot., London.
- , — 1938: Palaeobotany and floral morphology. — C. R. II. Congr. pour l'avancem. des études de Stratigraphie Carbonifère (Heerlen 1935). Maastricht.
- THOMSON, R. B., 1906: Contribution to the discussion on „The Origin of Gymnosperms at the Linnean Society“. — New Phyt., Vol. V. London.
- , — 1909: The megasporophyll of *Saxegothaea* and *Microcachrys*. — Bot. Gaz., Vol. XLVII. Chicago, Ill.
- , — 1913: On the comparative anatomy and affinities of the *Araucarineae*. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 204. London.
- , — 1927: Evolution of the seed habit in plants. — Trans. R. Soc. Canada, 3. Ser., Vol. XXI, Part II, Sect. V. Ottawa.
- , — 1939: The structure of the cone in the *Coniferae*. — Chron. Bot., Vol. V. Leiden.
- , — 1940: The structure of the cone in the *Coniferae*. — Bot. Review, Vol. 6, No. 2. Lancaster, Pa.
- VAN TIEGHEM, PH., 1869: Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées. — Ann. Sci. Nat. Bot., 5. Sér., T. 10. Paris.
- , — 1891: Traité de Botanique, 2. Partie. Paris.
- TISON, A., 1904: Les traces foliaires des Conifères dans leur rapport avec l'épaississement de la tige. — Mém. Soc. Linn. de Normandie, T. XXI. Caen.
- , — 1909: Sur le *Saxegothaea conspicua* LINDL. — Ibidem, T. XXIII.
- , — 1913: Sur la persistance de la nervation dichotomique chez les Conifères. — Bull. Soc. Linn. de Normandie, 6. Sér., T. IV. Caen.
- TORREY, R. E., 1923: The comparative anatomy and phylogeny of the *Coniferales*. Part 3: Mesozoic and Tertiary Coniferous woods. — Mem. Boston Soc. Natur. Hist., Vol. 6, No. 2. Boston, Mass.
- TROLL, W., 1928: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. — Monographien aus dem Gesamtgebiet der wissenschaftlichen Botanik, Bd. 1. Berlin.

- , — 1932: Morphologie der schildförmigen Blätter, Teil I und II. — *Planta*, Bd. 17, H. 2. Berlin.
- , — 1934: Grundsätzliches zum Stigmarienproblem. — *Flora*, N. F., Bd. 29. Jena.
- , — 1937: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I: Vegetationsorgane, Teil 1. — Berlin.
- , — 1938—1939: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I: Vegetationsorgane, Teil 2. — Berlin.
- TSCHIRCH, A. & OESTERLE, O., 1900: Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. — Leipzig.
- VON TUBEUF, C., 1892: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie, Anatomie und Entwicklung des Samenflügels bei den Abietineen. — *Ber. Bot. Ver. Landshut (Bayern)*, No. 12. Landshut. (Auch Inaug.-Diss. Techn. Hochsch. München 1892.)
- , — 1896: Die Haarbildungen der Coniferen. — Sonderabdruck aus der *Forstl.-naturwiss. Zeitschr. für 1896*. München.
- UNRUH, M., 1941: Blattnervatur und Karpellnervatur. — *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, Bd. 27. Breslau.
- USTERI, A., 1905: Contribuição para o conhecimento das flores das coníferas. — *Rev. Soc. Sci. de São Paulo*. S. Paulo.
- VELENOVSKY, J., 1888: Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen. — *Flora*, Jg. 71. Regensburg.
- , — 1903: Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnospermen. — *Beih. z. Bot. Centralbl.*, Bd. XIV. Jena.
- , — 1905: Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I. Teil. — Prag.
- , — 1910: Vergleichende Morphologie der Pflanzen, III. Teil. — Prag.
- VIERHAPPER, F., 1910: Entwurf eines neuen Systems der Coniferen. — *Abhandl. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien*, Bd. V, H. 4. Jena.
- VIRKKI, C., 1937: On the occurrence of winged spores in the Lower Gondwana rocks of India and Australia. — *Proc. Indian Acad. Sci.*, Vol. VI, No. 6. Bangalore.
- , — 1939: On the occurrence of similar spores in a Lower Gondwana glacial tillite from Australia and in Lower Gondwana shales in India. — *Ibidem*, Vol. IX, No. 1.
- VISCHER, W., 1915: Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. — *Flora*, N. F., Bd. VIII. Jena.
- VÖCHTING, H., 1884: Über Organbildung im Pflanzenreich, II. Theil. — Bonn.
- VOIGT, E., 1917: Beiträge zur Lebensgeschichte des Pflanzenmarkes. — Inaug.-Diss. Univ. Leipzig. Leipzig.
- WALTON, J., 1928: On the structure of a Palaeozoic cone-scale and the evidence it furnishes of the primitive nature of the double cone-scale in the Conifers. — *Mem. & Proc. Manchester Liter. & Philos. Soc.*, Session 1928—1929. Manchester.
- WASSCHER, J., 1941: The genus *Podocarpus* in the Netherlands Indies. — *Blumea*, Vol. IV. Leiden.
- WEIGELT, J., 1928: Die Pflanzenreste des mitteldeutschen Kupferschiefers und ihre Einschaltung ins Sediment. Eine paläologische Studie. — In „*Fortschritte der Geologie und Paläontologie*“, herausgegeben von W. SOERGEN, Bd. VI, H. 19. Berlin.
- , — 1930: Neue Pflanzenfunde aus dem Mansfelder Kupferschiefer. — *Leopoldina*, Bd. 6. Halle a. d. S.
- , — 1932: Über die Fruktifikationsverhältnisse von Kupferschiefer-Coniferen und andere neue Pflanzenfunde. — *Palaeont. Zschr.*, Bd. 14. Berlin.
- WEISS, C. E., 1869—1872: Fossile Flora der jüngsten Steinkohlenformation und des Rothliegenden im Saar-Rhein-Gebiete. — Berlin.
- , — 1877: Ueber die Entwicklung der fossilen Floren in den geologischen Perioden. — *Zschr. Deutsch. Geol. Ges.*, Bd. XXIX. Berlin.
- WELCH, M. B., 1928: The wood structure of some species of Kauri (*Agathis* spp.). — *Journ. & Proc. R. Soc. N.S.Wales*, Vol. LXI (1927). Sydney.
- VON WETTSTEIN, R., 1899: Die weibliche Blüte von *Ginkgo*. — *Österr. Bot. Zschr.*, Bd. XLIX. Wien.
- , — 1890: Die Omorika-Fichte, *Picea omorica* (PANČ.). Eine monographische Studie. — *Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss., Math.-naturw. Cl.*, Bd. XCIX, Abth. I. Wien.
- , — 1935: Handbuch der systematischen Botanik, 4. Aufl. — Leipzig u. Wien.
- WHITE, D., 1929: Flora of the Hermit shale, Grand Canyon, Arizona. — *Publ. Carn. Inst. of Washington*, Nr. 405. Washington, D.C.
- WIELAND, G. R., 1935: The Cerro Cuadrado petrified forest. — *Publ. Carn. Inst. Wash.*, Nr. 449. Washington, D.C.
- WIESNER, J., 1892: Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Die Anisomorphie der Pflanze. — *Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Cl.*, Bd. CI, Abth. I. Wien.
- WIGAND, A., 1854: Der Baum. Betrachtungen über Gestalt und Lebensgeschichte der Holzgewächse. — Braunschweig.
- WILLIAMSON, W. C., 1851: On the structure and affinities of the plants hitherto known as *Sternbergiae*. — *Mem. Liter. & Philos. Soc. Manchester*, 2. Ser., Vol. 9. London.

- WILLKOMM, M., 1880: Zur Morphologie der samentragenden Schuppe des Abietineenzapfens. — Nova Acta Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher, Bd. XLI. Pars II, Nr. 5. Halle a. d. S.
- WILLS, L. J., 1910: The fossiliferous Lower Keuper rocks of Worcestershire. — Proc. Geol. Assoc., Vol. XXI. London.
- WILSON, C. L., 1937: The phylogeny of the stamen. — Amer. Journ. Bot., Vol. 24. Lancaster, Pa.
- , — 1941: The evolution of the stamen. — Chron. Bot., Vol. VI, No. 11. Waltham, Mass.
- , — 1942: The telome theory and the origin of the stamen. — Amer. Journ. Bot., Vol. 29. Lancaster, Pa. (nicht gesehen).
- WODEHOUSE, R. P., 1933: Tertiary pollen. II. The oil shales of the Green River formation. — Bull. Torr. Bot. Club, Vol. 60. New York.
- , — 1935: Pollen grains, their structure, identification and significance in science and medicine. — New York & London.
- , — 1936: Evolution of pollen grains. — Bot. Review, Vol. 2. Lancaster, Pa.
- WORSDELL, W. C., 1899: Observations on the vascular system of the female „flowers“ of *Coniferae*. — Ann. of Bot., Vol. XIII. London.
- , — 1900a: The structure of the female „flower“ in *Coniferae*. — Ibidem, Vol. XIV.
- , — 1900b: The vascular structure of the ovule of *Cephalotaxus*. — Ibidem, Vol. XIV.
- , — 1901: The morphology of the „flowers“ of *Cephalotaxus*. — Ibidem, Vol. XV.
- , — 1915: The principles of Plant-Teratology, Vol. I. — London.
- YAMAMOTO, Y., 1927: Supplementa Iconum Plantarum Formosanarum. III. — Taihoku, Formosa.
- , — 1932: Supplementa Iconum Plantarum Formosanarum. V. — Taihoku, Formosa.
- YOUNG, M. S., 1910: The morphology of the *Podocarpaceae*. — Bot. Gaz., Vol. L. Chicago, Ill.
- ZALESKY, M. D., 1911: Étude sur l'anatomie du *Dadoxylon Tschihatcheffi* GÖPPERT sp. — Mém. Com. Géol., N. S., Livr. 68. St.-Petersbourg.
- , — 1939: Sur la question de la classification des spores fossiles. — Probl. of Palaeont. (Publ. Labor. Palaeont. Moscow Univ.), Vol. V. Moscow.
- ZEILLER, R., (1886—)1888: Flore fossile du bassin houiller de Valenciennes. — In „Études des Gîtes Minéraux de la France“. Paris.
- , — 1900: Éléments de Paléobotanique. — Paris.
- ZIEGENSPECK, H., 1929: Die Nadeln der erwachsenen und keimenden Koniferen und die Phylogenie dieser Klasse, eine phylogenetisch-anatomische Studie. — Bot. Archiv, Bd. 26. Leipzig.
- ZIMMERMANN, W., 1930: Die Phylogenie der Pflanzen. — Jena.
- , — 1933: Zwischenstufen zwischen Archegoniaten und Samenpflanzen. — In „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“, 2. Aufl., Bd. IV (unter „Fortpflanzung der Gewächse“). Jena.
- , — 1938a: Phylogenie. — In „Manual of Pteridology“, edited by FR. VERDOORN. The Hague.
- , — 1938b: Vererbung „erworbener Eigenschaften“ und Auslese. — Jena.
- , — 1939: Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* IV. Die Entwicklung des *Pulsatilla*-Blattes als Grundlage für die Blattgenetik. — Flora, N. F., Bd. 33. Jena.
- ZUCCARINI, J. G., 1843: Beiträge zur Morphologie der Coniferen. — Abhandl. K. Bayer. Akad. Wiss., Math.-phys. Cl., Bd. III. München.

## Register der Gattungs- und Artnamen zu Heft 1—8.

Das „Verzeichnis über die Fundorte und die an ihnen gefundenen Koniferen“ (Seiten 337—353) ist hier unberücksichtigt gelassen. Die Namen eingehender behandelten Gattungen und Arten sind mit Schrägschrift und die wichtigsten Seitenangaben fett gedruckt.

### A

- Abies* 134, 380, 399, 423, 435, **549—550**, 551, 558, 559, 640, 642, 686, 688  
 „ *magnifica* 399  
 „ *nobilis* 452  
 „ *Nordmanniana* 549  
*Abietites* 327  
 „ *toretzensis* 325  
 „ *Zimmermannii* 131, 134  
*Acmopyle* **581—583**, 585—588, 634, 637, 639, 642  
*Actinostrobus* **589—590**, 613  
 „ *acuminatus* 388  
*Agathis* 389, 390, 400, 561, **565—567**, 568, 569, 639, 641, 663, 684—687  
 „ *alba* 565, 566  
 „ *australis* 416, 565, 566  
 „ *lanceolata* 565  
 „ *ovata* 567  
 „ *vitiensis* 566, 568, 641, 642  
*Albertia* 311, 370, 390  
*Alisporites* 451  
*Amentotaxus* **625—630**, 631, 632, 644—646, 657, 660, 661, 668, 671  
 „ *argotaenia* 626, 627  
*Ammatopsis mira* 325  
*Angiodendron orientale* 284, 292  
*Araucaria* 3, 9, 11—13, 275, 285, 297, 298, 326, 366, 371, 374, 380, 382, 387, 390, 396, 397, 400, 409, 423, 425, 448, 492, **514—515**, 520—523, **560—565**, 567—569, 635, 638, 639, 641, 660, 663, 666, 684—689  
 „ *angustifolia* 561, 563, 564, 567, 568, 640  
 „ *araucana* 387, 561, 563, 564, 568, 640  
 „ *Balansae* 562  
 „ *Bidwillii* 416, 514, 561—563, 567, 568, 635, 640, 675  
 „ *columnaris* 421, 423, 562, 564, 568, 640  
 „ *Cunninghamii* 375, 376, 423, 562  
 „ *excelsa* 367, 370—376, 380, 562—564, 686—688  
 „ *mirabilis* **514—515**, 569  
 „ *montana* 562, 564  
 „ *Rulei* 562—564  
 „ *sphaerocarpa* 515  
 „ *Windhausenii* 514

- Araucariopitys americana* 399  
*Araucarioxylon* 14, 189, 275, 276, 285  
 „ *saxonicum* 286  
 „ *valdajolense* 277  
*Araucarites* 274, 275, 284, 285, 327  
 „ *Delafondi* 297, 298  
 „ *Dunkeri* 178, 194  
 „ *gracilis* 76, 225, 226  
 „ *mirabilis* 514  
 „ *valdajolensis* 14, 228, 273—277, 282  
*Araucarioxylon valdajolense* 277  
*Arceuthos* 416, **606—607**, 612, 614, 615  
*Archaeopodocarpus* 413  
 „ *germanicus* 446  
*Arctobaiera* 380  
*Artisia* 189, 275—277, 400  
*Asterocalamites* 678  
*Asteroxylon* 678, 679  
*Athrotaxis* 425, **536—538**, 541—543, 615, 634, 639, 642, 687  
 „ *cupressoides* 537, 538, 541, 543  
 „ *laxifolia* 537, 538, 542, 543, 640  
 „ *selaginoides* 537, 538, 541, 543, 566, 640  
 „ *Ungeri* 537  
*Austrotaxus* **622**, 625, 629—632, 644, 645, 653, 657—661, 668, 671  
*Azolla* 678

### B

- Baiera* 696  
*Baragwanathia* 680  
*Bardella splendida* 325  
*Biarmodendron foliosum* 325  
*Bilignea* 393  
*Biota* **596—597**, 613, 614, 652  
*Brachyphyllum* 321  
 „ *arizonicum* 225, 227  
 „ *australe* 302, 322, 370  
 „ *primordiale* 325  
 „ *tenue* 15  
*Buriadia* **310—315**, 330, 370, 376, 377, 387, 388, 406, 410, 411, 422, 684—687, 692, 699  
 „ *heterophylla* **311—314**, 402, 695  
 „ *Sewardii* 311

C

- Callipteridium* *gigas* 695  
 „ *pteridium* 696  
*Callipteris* 695, 696  
*Callitris* 588—589, 590, 613, 638, 652  
 „ *Macleynana* 588  
 „ *Muelleri* 589  
 „ *tasmanica* 589, 612  
*Callitropsis* 590  
 „ *araucarioides* 590  
*Callixylon* 392, 395, 396, 399  
 „ *Newberryi* 392  
*Calymmatotheca* 22  
*Cardiocarpus* 166, 434, 625, 643  
 „ *orbicularis* 166, 167, 296  
*Carpentieria* 307—310, 329, 336, 370, 374—377, 387, 388, 422,  
 684, 685, 691—694, 702  
 „ *frondosa* 308—310, 336, 388  
 „ *marocana* 307—308, 310, 336  
*Caulerpites* *Bronnii* 113  
 „ *hypnoides* 9  
 „ *Schlotheimii* 178, 185  
*Caytonia* 502  
*Caytonanthus* 328  
*Cedroxylon* *varollense* 327, 398  
*Cedrus* 396, 548—549, 550, 558, 559, 635  
 „ *atlantica* 548  
 „ *Deodara* 548  
 „ *libanotica* 548  
*Cephalotaxus* 409, 425, 615—618, 619, 633, 634, 643, 644,  
 662, 663  
 „ *Mannii* 615  
*Chamaecyparis* 605—606, 613, 614, 640, 663  
 „ *Lawsoniana* 605, 606, 612, 638  
 „ *nootkatensis* 590, 606  
 „ *pisifera* 606  
 „ *thyoides* 606  
*Cheirolepis* 422, 425, 448, 491, 497—501, 502—504, 508,  
 519—521, 523, 529  
 „ *Münsteri* 448, 451, 498—501  
*Cladites* *bracteatus* 326, 402  
*Cordaianthus* 437—445, 462—476, 519, 522, 529, 546, 553,  
 576, 588, 618, 621, 622, 642, 643, 666  
 „ *anomalus* 463  
 „ *Grand' Euryi* 466  
 „ *Lacattii* 466  
 „ *Lindleyi* 463  
 „ *Penjoni* 437—445, 469  
 „ *Pitcairniae* 463—465, 467  
 „ *pseudofluitans* 462—466, 468, 475—476, 477,  
 478, 651, 652, 683  
 „ *Saportanus* 437—445, 465, 469

- Cordaianthus* *Schuleri* 440, 468  
 „ *subacutus* 463  
 „ *subglomeratus* 437, 442  
 „ *Williamsoni* 466, 469, 472—475, 536, 540, 544,  
 546, 560, 643  
 „ *Zeilleri* 411, 462—465, 466—476, 477, 478, 483,  
 491, 500, 518, 638, 651, 652, 683  
*Cordaicarpus* 18, 21, 22, 166, 295—297, 330, 433, 476, 692  
*Cordaioxylon* 189, 275  
*Cordaites* 189, 275, 285, 400, 439, 450, 651, 658, 660, 661, 666  
*Coronelia* *Molinae* 415  
*Crossotheca* *pinnatifida* 695  
*Cryptomeria* 409, 526—530, 531, 538, 541—543, 596, 603, 636,  
 639, 640, 652, 662, 689  
*Cunninghamia* 536, 539—540, 541—544, 555, 560, 565, 566,  
 640, 642, 643, 652, 662, 687  
*Cunninghamiostrobus* 508, 512—513, 521, 523, 653, 685  
 „ *yubariensis* 512—513  
*Cupressinoxylon* *permienense* 327  
*Cupressus* 409, 452, 602—605, 606, 612—615, 636, 638, 640  
 „ *Goveniana* 602, 603, 614  
 „ *lusitanica* 603, 614  
 „ *sempervirens* 604  
*Curionia* *triumpilina* 261  
*Cycadeoidea* 416  
*Cycadocarpidium* 504, 506—508, 519—521, 523, 653, 685  
 „ *Erdmanni* 506, 507  
 „ *Swabii* 506, 507—508  
*Cycas* 671

D

- Dacrydium* 387, 409, 416, 572—576, 579, 582, 583, 585—588,  
 633, 689  
 „ *araucarioides* 573  
 „ *Balansae* 573  
 „ *Beccarii* 573  
 „ *Bidwillii* 573, 575, 576, 586, 587, 637, 641  
 „ *biforme* 573, 575, 587, 641  
 „ *Colensoi* 573, 575, 588, 643  
 „ *cupressinum* 573—575, 586  
 „ *elatum* 573, 576  
 „ *falciforme* 573, 574, 586  
 „ *Fonkii* 574  
 „ *Franklinii* 573, 585, 633  
 „ *Gibbsiae* 575  
 „ *Kirkii* 573, 575  
 „ *laxifolium* 575, 576, 588, 643  
 „ *taxoides* 573, 574, 586  
*Dadoxylon* 189, 275—279, 282, 285, 288, 290, 293—295, 326, 327,  
 330, 390—395, 398, 692  
 „ *anulatum* 279, 392

*Dadoxylon* Brandlingii 274, 277, 279, 294  
 „ Brückneri 280, 393, 394, 397—400  
 „ Rhodeanum 288, 294  
 „ saxonicum 279, 286, 288, 294, 295, 397  
 „ Schrollianum 279, 282, 294, 295, 397  
 „ stigmolithos 279  
 „ Teilhardi 295  
 „ valdajolense 277  
 „ zonatum 392

*Dicalamophyllum* 325

„ altendorfsense 327

*Dicranophyllum* 244, 245

„ bifidum 250

„ gallicum 245

„ garnettensis 96, 99

*Dictyothalamus* Schrollianus 12

*Dictyoxylon* 400

*Diselma* 416, 595, 613, 635, 652

*Drepanolepis* 510—511, 521—523

„ angustior 510—511

*Drepanophycus* 678, 679

## E

*Elatocladus* 16, 308, 310

*Elatides* 509, 511, 519—523, 529

„ Williamoni 511

*Endolepis* 286, 287, 291—293, 295, 330, 692

*Endoxylon* 393

*Ephedra* 439, 680

*Equisetum* 658

*Ernestia* 14

„ filiciformis 178

*Ernestiodendron* 14, 19, 21, 22, 176—204, 205, 229—241, 247, 261, 272, 273, 281, 287, 296, 299, 301, 324, 329, 333, 366—378, 383, 386—388, 398, 401, 402, 406, 409—415, 418—426, 429—432, 435, 449, 450, 455, 478, 479, 488, 505, 508, 511, 520—523, 617, 618, 643, 644, 665, 669, 685, 688—694, 699, 701, 702

„ filiciforme 19, 57, 176—204, 230, 231, 235, 237, 247, 299, 301, 303, 304—305, 333—336, 366, 367, 372, 373, 379, 398, 401, 402, 417—419, 422—426, 429—432, 449, 450, 688, 689, 693—699, 701, 702

„ filiciforme var. gracile 199—201, 202, 203, 693, 696, 698

*Eusarcophyllum* amadocum 325

## F

*Fitzroya* 416, 593—595, 613, 614, 665

*Fokienia* 602, 613

*Fucoides hypnoides* 9, 155, 157

## G

*Ginkgo* 439, 522, 549, 660, 671, 682, 683

„ biloba 385, 393, 418, 448, 505, 668, 682

*Glossopteris* 328, 699

*Glyptolepis* 393, 394, 488—491, 494, 501, 502, 508, 519—523, 529, 541—543

„ hungarica 488, 489

„ keuperiana 422, 489—491

„ longibracteata 489

„ windsheimensis 490—491

*Glyptostrobus* 530, 531, 541—543, 633, 638—640

*Gnetum* 439

*Gomphostrobus* 14—17, 20—22, 31—38, 42—45, 48—51, 55, 56, 59—61, 71, 72, 77, 78, 97, 99, 101, 106, 112—114, 134, 136, 145, 173, 193, 203—209, 211, 213—216, 231—236, 239, 241, 244—261, 269, 300, 305, 306, 315—319, 324, 330, 377—382, 385—388, 419, 421, 426, 429, 433, 642, 653, 665, 685, 686, 688, 691, 695, 696

„ bifidus 17, 20, 21, 58, 246, 250—261, 698

„ heterophylla 245, 246, 250

„ Reisi 250, 251

## H

*Hapaloxylon* Rochei 326

*Hirmeriella* 422, 501—502, 503, 504, 508, 520—523

„ rhätoliassica 501—502

*Horneophyton* 678

*Hyenia* 658

## I

*Indostrobus* 503, 504, 521

„ bifidolepis 503

## J

*Juniperus* 416, 452, 697—611, 612—615, 634, 638, 668

„ chinensis 608, 609

„ communis 388, 610, 611, 614

„ phoenicea 608

„ recurva 608, 609

„ sabina 608

„ virginiana 608, 609

## K

*Kaloxylon* 22

*Keteleeria* 396, 399, 409, 550, 559, 560, 610

## L

*Lagenostoma* 22



*Larix* 409, 423, 435, 452, 550, 551—553, 554, 558—560, 638, 642, 663, 665, 669  
 „ *decidua* 551, 552  
 „ *Gmelini* 552  
 „ *Kaempferi* 551, 552  
 „ *occidentalis* 552  
*Lebachia* 9, 17—22, 23—173, 180, 182, 189, 195, 197, 201, 204—229, 247, 261—266, 269—273, 277—282, 287, 296, 299—301, 306, 329—336, 366—371, 374—379, 383—390, 398, 402, 406—409, 411, 414—417, 419 bis 426, 429, 432—435, 446—451, 453—456, 468, 479, 484, 485, 488, 491, 500, 505, 508, 511, 516, 518—525, 529, 538, 618, 644, 652, 665, 666, 669, 685, 688—695, 699—703  
 „ *americana* 76, 150—155, 224, 225, 301, 332, 336, 407, 408, 423, 434  
 „ *angustifolia* 78—83, 95, 331, 385, 407, 408, 698  
 „ *frondosa* 131—147, 148, 249, 253, 256, 269, 300, 304, 332—335, 383, 407, 408, 418, 419, 423, 425, 434, 694, 696, 698  
 „ *frondosa* var. *Zeilleri* 132, 139—145, 146, 249, 259, 332, 333, 407, 408, 694, 696, 698, 699  
 „ *garnettensis* 96—101, 247, 260, 273, 300, 331, 334, 336, 408, 418, 419, 423, 425, 434, 453, 695  
 „ *Goeppertiana* 67, 70, 79, 83—93, 269, 281, 332, 334, 336, 369, 372, 373, 398, 407, 408, 419, 423, 425, 428, 429, 434, 478, 520, 694, 696, 698—701  
 „ *Hirmeri* 147—150, 331, 369, 407, 408, 695, 696  
 „ *hypnoides* 70, 74, 76, 84, 91, 127, 155—173, 221—227, 247, 255, 268, 296, 299, 301, 332, 334, 336, 366, 369, 371—373, 384, 407, 408, 418—424, 426, 428, 429, 433—436, 449, 450, 453, 478, 519, 520, 693, 696—699  
 „ *intermedia* 128—131, 266, 332, 377, 385, 407, 408  
 „ *laxifolia* 101—113, 129, 130, 135, 171, 248, 264, 266, 303, 332, 336, 372, 373, 378, 383, 407, 408, 423, 434, 693, 696—699, 702  
 „ *mitis* 94—96, 331, 385, 407, 408, 698  
 „ *mucronata* 103, 105, 124—128, 129—130, 301, 333, 378, 407, 408  
 „ *parvifolia* 64—78, 81—85, 91, 171, 223, 248, 250, 253—256, 303, 331, 333, 334, 374, 382, 385, 386, 407, 408, 418—422, 425, 693, 694, 696—702  
 „ *piniformis* 17—21, 25—62, 65, 66, 82, 88, 116, 119, 120, 138, 143, 145, 171, 179, 247—249, 253—258, 269, 273, 281, 289, 296—299, 302, 331, 334, 335, 366—369, 371—375, 380—383, 385, 386, 407, 408, 418—421, 423—429, 433, 434, 449—455, 477, 478, 483, 520, 686, 688, 689, 695—701  
 „ *piniformis* var. *magnifica* 38, 56—58, 59, 60, 71, 213, 247—250, 258, 331, 334, 335, 372, 386, 418, 419, 423—425, 434

*Lebachia piniformis* var. *Solmsii* 54—56, 59—62, 247, 250, 258, 331, 334, 335, 386, 418—420, 423—425, 434  
 „ *speciosa* 103, 113—122, 133, 134, 144, 145, 148, 171, 248, 264, 303, 304, 331, 335, 369, 372, 373, 383, 384, 407, 408, 693, 695—699  
*Lecrosia* 216, 218, 261, 287, 315—319, 329, 336, 370, 376 bis 378, 383—386, 422, 685, 686, 691—694, 701, 702  
 „ *Gouldii* 247, 248, 259, 317—318, 336, 377, 378, 401  
 „ *Grand' Euryi* 315—317, 318, 336, 695  
*Lepidodendron* 11, 278, 302, 322, 323  
 „ *elongatum* 284  
*Lepidostrobus attenuatus* 272  
*Libocedrus* 599—600, 613, 614  
 „ *decurrens* 600  
 „ *macrolepis* 600  
*Lycopodiolithes arboreus* 25, 178, 179  
 „ *filiciformis* 9, 10, 25, 177, 179  
 „ *piniformis* 9, 25, 26, 29, 177, 179  
*Lycopodites* 9, 15, 230  
 „ *affinis* 178  
 „ *Bronnii* 25, 43  
 „ *filiciformis* 178  
 „ *pinnatus* 25, 29  
 „ *Stiehlerianus* 64, 65, 72  
*Lycopodium* 678, 684  
*Lyginodendron* 15, 22, 688

## M

*Masculostrobus* 16  
 „ *Harrassowitzii* 445—447, 418, 656, 666  
*Megaloxylon* 276  
*Mesopitys Tchihatcheffi* 392  
*Mesoxylon* 276, 370, 399, 400, 683  
 „ *poroxyloides* 399  
*Mesoxylopsis* 683  
*Metacordaites Rigolloti* 369, 683  
*Microbiota* 601, 612—614, 633, 635, 638  
*Microcachrys* 571—572, 586—588, 612, 633, 637, 639, 641, 669, 670  
*Microcheiris* 502, 519—521  
 „ *enigma* 502  
*Moranocladus Oldhami* 326

## N

*Neocallitropsis* 590—591, 612—614  
 „ *araucarioides* 590

## O

*Odontopteris osmundaeformis* 695  
*Ontheodendron* 508—509, 510, 520—523

*Ontheodendron* Florini 508, 509  
 „ *Sternbergii* 508, 509, 523

## P

*Pagiophyllum* dubium 15  
*Palaeotaxus* 513—516, 518, 522, 525, 622, 629, 630, 657  
 „ *rediviva* 515—516, 525, 622  
*Paleotaxites* 13, 260, 305—307, 329, 370, 377, 378, 383, 385,  
 422, 685, 686, 691—694, 702  
 „ *praecursor* 15, 247, 249, 305—307, 377, 386  
*Palissya* 422, 504—505, 519—523, 618, 632, 644, 692  
 „ *sphenolepis* 504—505  
*Paranocladus* 319—323, 329, 336, 370, 376, 377, 387, 390,  
 406, 410, 411, 422, 685, 691—694, 699  
 „ *Dusenii* 320—321, 322, 336, 387, 402, 410  
 „ ? *fallax* 302, 322—323, 336, 376, 387, 695  
*Pararaucaria* 513—514, 520—523  
 „ *patagonica* 513—514  
*Pecopteris* (*Crossothea*) *pinnatifida* 695  
*Pemphigaletes* 451  
*Pherosphaera* 583, 584—587, 619, 634, 636—639, 641, 669  
*Phyllites* 18  
*Phyllocladus* 416, 522, 583—584, 585—588, 612, 619,  
 633—639, 641, 643  
 „ *hypophyllum* 584  
*Picea* 367, 399, 409, 423, 552, 554, 555—558, 560  
 „ *excelsa* 555, 556, 606  
 „ *Morinda* 558  
 „ *omorica* 399  
*Pilgerodendron* 600—601, 613  
*Pinites* *antecedens* 325  
 „ *chasense* 326  
 „ *Fleuroti* 326  
 „ *Naumanni* 325  
 „ *permiensis* 325  
 „ *stellaris* 326  
 „ *stigmolithos* 326  
*Pinus* 3, 4, 393, 423, 544—548, 549—553, 553—560, 581, 635,  
 636, 640, 662, 668, 670, 686, 688  
 „ *Banksiana* 547  
 „ *cembra* 547  
 „ *Coulteri* 635  
 „ *excelsa* 547  
 „ *Lambertiana* 633  
 „ *maritima* 547  
 „ *Merkusii* 393, 396  
 „ *monophylla* 519  
 „ *montana* 3, 547  
 „ *nigra* 548  
 „ *silvestris* 452, 547  
 „ *Strobus* 547

*Pityanthus* *Jeffreyi* 327  
*Pityospermum* 326  
*Pityosporites* 327, 450, 451  
 „ *Jeffreyi* 327—328  
 „ *stephanensis* 327  
*Pitys* 393, 402  
 „ *Dayi* 688  
*Podocarpus* 389, 409, 438, 503, 577—583, 585—587, 633, 634,  
 637, 639, 641, 662, 663, 669, 684—689  
 „ *amarus* 577  
 „ *andinus* 577, 579  
 „ *Blumei* 578  
 „ *dacrydioides* 579, 580  
 „ *Drouynianus* 578  
 „ *ferrugineus* 577  
 „ *macrophyllus* 452, 579, 580  
 „ *Mannii* 577  
 „ *minor* 578  
 „ *montanus* 577  
 „ *Nagi* 578, 581  
 „ *spicatus* 577, 579, 585, 633, 635  
 „ *spinulosus* 578  
 „ *vitiensis* 578, 580, 588, 642, 687  
*Pollenites* 18, 22, 299, 330  
 „ *cordaitiformis* 239, 328, 449, 451, 452, 692  
*Poroxyton* 370, 683  
*Proaraucaria* *mirabilis* 514  
*Protodammara* 511—512, 521, 522, 565, 569  
 „ *speciosa* 511—512  
*Protolpidodendron* 678  
*Protopiceoxylon* *extinctum* 400  
*Pseudolarix* 553  
 „ *Kaempferi* 553  
*Pseudotsuga* 409, 435, 550—551, 558, 559, 665, 669  
*Pseudovoltzia* 370, 376, 411—414, 417, 422, 434, 446,  
 479—484, 485, 488, 491, 494—500, 502, 508,  
 511, 519—523, 529, 535, 557, 685, 692  
 „ *Liebeana* 417, 479—484, 486, 488  
*Pseudowalchia* 12, 13, 132  
 „ *frondosa* 131  
*Psilophyton* 678  
*Psilotiphyllum* *bifidum* 250  
*Pterophyllum* 696

## S

*Samaropsis* 57, 297—298, 330, 433, 476, 692  
 „ *Delafondi* 298  
 „ *emarginata* 298  
*Saxegothea* 416, 452, 569—571, 572, 576, 586—587, 594, 635,  
 637, 639—642, 669, 670, 687

Schizodendron 284—287, 293  
 „ kamyshevahense 292  
 „ lineare 284, 292  
 „ speciosum 286, 287  
 „ tuberculatum 284, 292  
 „ uralicum 292, 293  
*Schizolepis* 494—496, 497, 502, 503, 519—523, 565, 569  
 „ Braunii 495  
 „ Follini 495  
 „ hörensis 495—496, 536  
*Sciadopitys* 375, 415, 519, 534—536, 541—544, 555, 560, 564,  
 566, 574, 633, 642, 643, 652, 663  
*Selaginella* 416  
*Sequoia* 452, 533—534, 541—543, 612, 635, 637, 640, 641, 642  
 „ sempervirens 391, 396  
*Sequoiadendron* 425, 531—533, 534, 538, 541—543, 612,  
 635—638, 640—642  
*Sigillariopsis* 679  
*Sigillariostrobus bifidus* 246, 250  
*Sphenobaiera* 380  
*Sphenophyllum* 674, 678  
 „ angustifolium 695  
 „ oblongifolium 695  
 „ Thonii 695  
 „ verticillatum 696  
*Sphenopteris* 22  
 „ germanica 695  
*Stachyotaxus* 422, 505—506, 519—523, 618, 632, 644, 692  
 „ elegans 506  
 „ septentrionalis 506  
*Sternbergia* 189, 276  
*Stigmatodendron cribrosum* 284, 287, 292  
*Strobilifer frumentarius* 446, 447  
*Strobilites laxus* 488  
*Swedenborgia* 496—497, 519—523, 529, 538  
 „ *cryptomerioides* 496—497

## T

*Taeniopteris* 695, 696  
*Taiwania* 541, 542—543, 633, 638, 640, 642, 687  
*Takliostrobus* 503, 504, 508, 521, 523, 685  
 „ *alatus* 504  
*Taxeopsis* 12  
 „ Grand' Euryi 131  
*Taxodiella recticaulis* 325  
*Taxodium* 134, 425, 452, 530—531, 541—543, 638—642,  
 662, 663  
 „ distichum 668  
*Taxus* 387, 416, 448, 452, 515, 516—518, 522, 525, 618—622,  
 623, 624, 629—632, 644, 645, 657—663, 668, 671, 673  
 „ baccata 416, 619—621

*Taxus canadensis* 416, 517, 518, 619, 620, 668  
 „ *jurassica* 516—518, 525, 622, 629, 630  
*Tetraclinis* 592—593, 613, 614  
*Thuja* 598—599, 613, 615, 663  
 „ occidentalis 598, 599, 614  
 „ plicata 598  
*Thujopsis* 595—596, 612—614, 636  
*Torreya* 414, 415, 516, 622—625, 628—632, 644, 645,  
 657—661, 665, 671  
 „ californica 668  
 „ grandis 623  
 „ taxifolia 623  
*Trichomanites frondosus* 308, 309  
*Trichopitys* 5, 244  
 „ heteromorpha 245  
*Tsuga* 552, 553—555, 560, 566, 642, 643, 652, 669, 670  
 „ americana 554, 633  
 „ Brunoniana 554  
 „ dumosa 554  
*Tylodendron* 189, 275—277, 282, 283—291, 292—295, 327,  
 330, 336, 369, 393, 691  
 „ *bachmuticum* 291, 336  
 „ Baini 276, 285—289  
 „ Cowardi 286  
 „ Ledebourrii 292  
 „ *saxonicum* 284, 286, 290—291, 336, 382  
 „ *speciosum* 276, 284, 287—290, 291, 292, 336,  
 382, 390, 394—398

## U

*Ulmannia* 205, 323, 325—328, 370, 376, 390, 398—402,  
 411—414, 417, 422, 424, 434, 445—447, 484—485,  
 502, 509, 511, 519—523, 529, 536, 685, 696  
 „ bardaeana 324  
 „ biarmica 304  
 „ Bronnii 323, 324, 413, 414, 447, 451, 484—485  
 „ frumentaria 15, 205, 250, 260, 323, 447, 451  
 „ lanceolata 324  
*Ullmannites* 275, 294  
*Uralodendron verticillatum* 325

## V

*Voltzia* 15, 311, 324, 325, 370, 376, 411, 412, 492—494, 496,  
 497, 502, 519—523, 529, 536, 692  
 „ brevifolia 492  
 „ coburgensis 280  
 „ elegans 425  
 „ Foetterlei 414  
 „ Fraasi 414  
 „ heterophylla 12, 113, 119, 192, 310—313, 315, 414,  
 417, 451, 492  
 „ hungarica 488

- Voltzia* Liebeana 3, 5  
 „ raiblensis 414  
 „ remkerslebensis 414  
 „ rigida 422, 492—494  
 „ walchiaeformis 376—377  
 „ Weissmannii 414  
*Voltziopsis* 486—488, 508, 519—524, 685  
 „ africana 486—488

W

- Walchia* 9—16, 19—22, 96, 97, 136, 171, 182, 189, 204—241,  
 245—247, 261, 266, 269, 272, 273, 276, 281—287, 295,  
 299—302, 311, 314, 317, 322, 324, 329—333, 366,  
 369—379, 383—387, 409, 421, 422, 685, 688, 689—691,  
 694  
 „ abaeana 301  
 „ affinis 9, 10, 178  
 „ antedens 324  
 „ appressa 300  
 „ bardaeana 300  
 „ borea 300  
 „ Dawsoni 15, 76, 225  
 „ densa 301  
 „ eutassaeifolia 25  
 „ eutassaeiformis 25  
 „ fertilis 13, 139, 143  
 „ filiciformis 9—14, 19, 155, 168, 178, 179, 192, 196,  
 245, 689  
 „ filiciformis var. brevifolia 178, 183  
 „ flaccida 25, 49, 147, 272  
 „ frondosa 13, 131  
 „ gracile 226  
 „ gracilis 225, 226  
 „ gracillima 15, 64, 76, 223  
 „ hypnoides 9, 64, 74—76, 84, 91, 155, 157, 171, 222—224,  
 227  
 „ imbricata 25, 115, 117, 127, 131, 135, 139, 144, 148,  
 327  
 „ imbricatula 225  
 „ kasachstanica 324  
 „ kassagatschica 324  
 „ lanceolata 324  
 „ linearifolia 29, 64, 78, 79, 83, 92, 301  
 „ longifolia 324  
 „ Milneana 302  
 „ peremiana 300  
 „ piniformis 9—15, 19, 21, 25, 29, 32, 78, 79, 96, 97,  
 101, 108, 113, 116, 131, 135, 138, 144, 147, 155, 166,  
 171, 191, 205, 219—221, 230, 245, 246, 269, 270, 297,  
 303, 689  
 „ pinnata 25, 64

- Walchia* robusta 25  
 „ Schlotheimii 205  
 „ Schneideri 218  
 „ spinulifolia 301  
 „ tasmanica 324  
 „ uralica 300  
 „ (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* 230—236, 237, 248,  
 249, 254, 259, 265, 333, 335,  
 366—368, 372, 373, 418, 419,  
 422—426, 430, 434, 696—699  
 „ ( „ ?) *germanica* 177, 179, 204,  
 237—241, 248, 253, 333, 335,  
 369, 372, 417—419, 422, 426,  
 430—432, 479, 698  
 „ ( „ ?) *rigidula* 229—230, 333  
 „ (*Lebachia*?) *Bertrandii* 212—213, 249, 259, 266, 331,  
 369, 385  
 „ ( „ ?) *Carpentieri* 223—224, 225, 331, 336,  
 369, 384, 423, 434, 437  
 „ ( „ ?) *Dawsoni* 225—228, 333, 369, 695  
 „ ( „ ?) *gallica* 210—212, 249, 258, 266, 332  
 „ ( „ ?) *Geinitzii* 221—222, 332  
 „ ( „ ?) *minuta* 222—223, 224, 331, 369, 384  
 „ ( „ ?) *Schlotheimii* 205—210, 249, 258, 332,  
 334, 335, 369, 372, 418, 419, 423, 426, 434  
 „ ( „ ?) *Schneideri* 216—218, 219, 273, 332,  
 694—696, 701  
 „ ( „ ?) *stephanensis* 214—216, 249, 257, 332,  
 694, 695  
 „ ( „ ?) *stricta* 224—225, 331, 369, 384, 694,  
 695, 701  
 „ ( „ ?) *Whitei* 219—221, 333, 369  
*Walchianthus* 18, 22, 269—273, 330, 335—336, 434, 437, 450,  
 691, 694  
 „ (*Lebachia*?) *crassus* 271, 299, 335, 434, 449, 450  
 „ ( „ ?) *cylindraceus* 269—271, 272, 299,  
 335, 434, 449, 450  
 „ ( „ ?) *papillosus* 271, 336, 434, 455  
*Walchiopremnon* 255, 273—283, 285, 286, 293, 327, 330, 378,  
 381, 382, 691, 694  
 „ (*Lebachia*?) *valdajolense* 277—282, 287,  
 292, 294, 366—369, 376, 387, 390—401  
*Walchiostrobus* 17, 21, 22, 248, 249, 261—269, 330, 333—335,  
 426, 430—432, 691, 694  
 „ (*Ernestiodendron*?) *fasciculatus* 264—265,  
 335, 426, 430, 698  
 „ (*Lebachia*?) *elongatus* 249, 259, 265—266,  
 267, 334, 418—421, 426—429  
 „ ( „ ?) *Gothanii* 262—264, 265, 334,  
 426—429, 698  
 „ ( „ ?) *lodevensis* 264, 266, 334, 421,  
 426

<b>Walchioxylon</b> 294	<i>Widdringtonia</i> cupressoides 591
<i>Walkomiella</i> („ <i>Walkomia</i> “) 322, <b>370</b> , 390, 411, 414, 685, 699	Wielandiella 454
„ <i>australis</i> 302, <b>370</b> , 376, 410	Williamsonia 454
<i>Walpia</i> hermitensis 178, 199	Williamsoniella 454
<i>Welwitschia</i> 416, 438, 661, 680	
„ <i>mirabilis</i> 454	<b>Y</b>
<i>Widdringtonia</i> 409, <b>591—592</b> , 613	<i>Yuccites</i> vogesiacus 425